Untersuchungen zur Gattungsabgrenzung von Ginanniella Ciferri und Urocystis Rabenhorst sowie zur Ontogenie von Thecaphora seminis-convolvuli (Desm.) Ito

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
Apollonia Nagler
aus Krassbronn

1986

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543904_0004

UNTERSUCHUNGEN ZUR GATTUNGSABGRENZUNG VON GINANNIELLA CIFERRI UND UROCYSTIS RABENHORST SOWIE ZUR ONTOGENIE VON THECAPHORA SEMINIS-CONVOLVULI (DESM.) ITO

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard - Karls - Universität Tübingen

vorgelegt
von

APOLLONIA NAGLER
aus Krassbronn
1986

Tag der mündlichen Prüfung	10. 7. 1986
Dekan	Prof. Dr. R. Hampp
1. Berichterstatter	Prof. Dr. F. Oberwinkler
2. Berichterstatter	Prof. Dr. W. Loeffler

"Filum ariadneum Botanices est Systema,
sine quo Chaos est Res herbaria."

LINNÉ (Philosophia botanica 1751)

Die vorliegende Arbeit wurde am Institut für Biologie I, Lehrbereich Spezielle Botanik, unter Anleitung von Prof. Dr. F. Oberwinkler angefertigt.

Herrn Oberwinkler gilt mein besonderer und warmer Dank für die wissenschaftliche und menschliche Unterstützung, die mir immer wieder neuen Mut gegeben hat.

Dankbare Anerkennung möchte ich auch Dr. R. Bauer aussprechen. Seine bereitwillige und selbstlose Hilfe in jeglicher Hinsicht hat wesentlich zum Gelingen der Arbeit beigetragen.

Für die technische Assistenz beim Schreiben und Ausdrucken der Dissertation danke ich sehr herzlich Frau Dr. I. Kottke sowie den Privatdozenten Dr. P. Blanz und Dr. G. Deml.

Frau C. Specht hat viel Zeit und Sorgfalt für die Vervielfältigung des Photomaterials verwendet; auch bei ihr darf ich mich ganz herzlich bedanken.

Mit diesem Dank möchte ich mich schließlich an all jene wenden, die mir stets unaufällig zur Seite standen und in schwierigen Zeiten ihre helfende Hand reichten.

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
I EINLEITUNG	1- 9
II MATERIAL UND METHODEN	10-21
Auflistung der untersuchten Arten	12
Nährmedien	17
Keimungs- und Kulturbedingungen	18
Kernfärbung	19
Lichtmikroskopie	20
Transmissionselektronenmikroskopie	20
III ERGEBNISSE	23-228
Ustilaginales	
Thecaphora seminis-convolvuli (DESMAZIÈRES) ITO auf Convolvulus arvensis L. (Convolvulaceae)	23
Tilletiales	
Ginanniella primulicola (MAGNUS) CIFERRI auf Primula veris L. (Primulaceae)	65
Ginanniella trientalis (BERKELEY & BROOME) CIFERRI * auf Trientalis europaea L. (Primulaceae)	103
Urocystis galanthi PAPE auf Galanthus nivalis L. (Amaryllidaceae)	125
Urocystis colchici (SCHLECHTENDAL) RABENHORST * auf Colchicum autumnale L. (Liliaceae)	142

* = Arten ohne Darstellung der Keimung

Urocystis ranunculi (LIBERT) MOESZ 157
auf Ranunculus repens L. (Ranunculaceae)

Urocystis anemones (PERSOON) WINTER * 172
auf Anemone nemorosa L. (Ranunculaceae)

Urocystis eranthidis (PASSERINI) AINSWORTH & SAMPSON * 182
auf Eranthis hyemalis (L.) SALISB. (Ranunculaceae)

Urocystis ficariae (LIRO) MOESZ * 195
auf Ranunculus ficaria L. (Ranunculaceae)

Urocystis syncocca (KIRCHNER) LINDEBERG * 205
auf Hepatica nobilis MILL. (Ranunculaceae)

Urocystis agropyri (PREUSS) SCHROETER * 216
auf Alopecurus pratensis L. (Poaceae)

IV DISKUSSION 229-326

Nebenfruchtform
Thecaphora seminis-convolvuli 229
Ginanniella- und Urocystis-Arten 232

Das Mycel der Brandpilze 238-256
Pseudosepten 238
Pseudoschnallen contra echte Schnallen 244

Bildung und Morphologie der Sporenballen 257-270
Ustilaginales/Thecaphora seminis-convolvuli 257/258
Tilletiales/Ginanniella- und Urocystis-Arten 259/261

Keimung der Sporen 271-282
Thecaphora seminis-convolvuli 271
Ginanniella- und Urocystis-Arten 275
Septierte Sporenformen!? 276

Haustorien bei ausgewählten Vertretern der 283-323
Peronosporales 287
Erysiphales 289
Uredinales 290
Exobasidiales 292
Ustilaginales s.l. 293
Thecaphora seminis-convolvuli 299
Ginanniella- und Urocystis-Arten 302

Septenporen 313-323
Ustilaginales s. str. 314
Tilletiales 316

Abschließende Wertung der für die Arten der Gattungen Ginanniella und Urocystis diskutierten Merkmale sowie sich daraus ergebende taxonomische Konsequenzen 324-326

V ZUSAMMENFASSUNG 327-332

VI LITERATURVERZEICHNIS 333-349

I EINLEITUNG

Im Gegensatz zu vielen anderen Organismengruppen gibt es von Pilzen im weitesten Sinne nur wenig gesicherte, fossile Belege; das trifft auch auf die Vertreter zu, die sich in einer Art Coevolution auf und zusammen mit ihren Wirten entwickelt haben; gemeint sind damit die Parasiten bzw. speziell die Brandpilze (WOLF 1966). Die ältesten Mikrofossilien - nahezu 2 Billionen Jahre alt - mit der Morphologie einfacher Pilze wurden in präkambrischen Schichten der Guntflint-Formation N-Amerikas gefunden (ORÓ & al. 1965).

Untersuchungen von ca. 10 000 Jahre alten Sedimenten ostafrikanischer Seen ergaben, daß fast alle gefundenen und identifizierbaren Sporenarten entweder zu den Ascomyceten oder Deuteromyceten gehören. Vergleichsweise wenig stammten von Phycomyceten und Basidiomyceten. Speziell Brandpilzsporen sind einer Angabe von DIETEL (1928) zufolge aus den interglazialen Schieferkohlen bekannt geworden. Detailliertere Hinweise finden sich bei SAVULESCU (1957:64): "Im Vergleich zu den im fossilen Zustand aus dem Paläozoikum bekannten Uredinales treten die Ustilaginales viel später auf der Erde auf. Die einzigen fossilen Ustilaginales sind nur durch die aus dem Quartär bekannten Gattungen Tilletia und Urocystis vertreten." Weitere Angaben über Fossilien von Pilzen allgemein finden sich bei MARTIN (1968).

Vor dem Hintergrund, daß Pilze in der Erdgeschichte vergleichsweise wenig Spuren hinterlassen haben, gewinnt SEWARDs (1933) Vermutung, daß die Pilze zu den ältesten Vertretern des Pflanzenreiches gehören, besondere Bedeutung.

Als Pflanzen wurden die Pilze wiederholt auch von anderen Autoren bezeichnet: als "Achlorophyta = Grünlose Pflanzen" (REICHENBACH, zitiert in RABENHORST 1844) oder "chlorophyllose, heterotrophe, aus lockeren oder mehr oder weniger eng verflochtenen Fäden (Hyphen) bestehende Pflanzen" (DIETEL 1928). Der Frage, ob Pilze nun tatsächlich Pflanzen sind oder nicht, wird ausführlicher bei MARTIN (1955) in einem Aufsatz mit dem Titel "Are fungi plants?" nachgegangen.

Evolutive Prozesse, wie sie möglicherweise vor Millionen von Jahren abgelaufen sind, können daher nur - wenn überhaupt - über die Untersuchung der Merkmalsvielfalt rezenter Arten aufgespürt und nachvollzogen werden. Der biogenetischen Grundregel HAECKELs (1866) zufolge sowie unter Beachtung des Prinzips, daß die Evolution stets vom Einfachen zum Komplizierten hin abläuft,

können so ontogenetisch-vergleichende Studien an möglichst vielen Arten Aufschluß über ihre Entwicklungsgeschichte, d. h. über ihre Phylogenie, geben. Heterobathmie und Atavismus stellen dabei Entwicklungsmöglichkeiten dar, die das Nachzeichnen von Evolutionsprozessen komplizieren oder auch erleichtern können.

Die Entwicklung obligater Parasiten ist eng mit der ihrer Wirtsorganismen korreliert. Das Hauptwirtsspektrum der Brandpilze erstreckt sich über das gesamte Reich der Angiospermen. Für die Gymnospermen ist bis jetzt - abgesichert - nur ein Brandpilz als Parasit bekannt (BAUER, pers. Mitteilung). Von den Bedecktsamern sind zahlreiche Fossilbelege zugänglich, mit deren Hilfe sich phylogenetisch alte oder junge Gruppen besser und genauer erkennen lassen. Man kann nun postulieren, daß diejenigen Parasiten, die Basisgruppen der Angiospermen befallen, stammesgeschichtlich ursprünglicher und älter sind als solche, die etwa die Compositen befallen. Innerhalb der Angiospermen wiederum muß sorgfältig zwischen den Di- und Monokotylen unterschieden werden. Es wird angenommen, daß Parasiten, die in beiden Klassen vorkommen, primär die Zweikeimblättrigen und sekundär die Einkeimblättrigen parasitiert haben. Für einzelne Gruppen dürfte dabei jedoch nicht ausgeschlossen werden, daß die Ausweitung ihres Wirtsspektrums sekundär auf die Dikotylen erfolgt sein kann und in erster Linie die Monokotylen befallen wurden.

Ein Vergleich der 5S rRNA Nucleotidsequenzen verschiedener Brandpilze ergab einen deutlichen Unterschied innerhalb der Ustilaginales sensu OBERWINKLER (1977) zwischen den die Dikotylen parasitierenden Gruppen einerseits und den auf Monokotylen vorkommenden andererseits (BLANZ & GOTTSCHALK 1984). Ja es zeigten sich sogar größere Übereinstimmungen der Nucleotidsequenzen bei den auf den Einkeimblättrigen parasitierenden Bränden aus beiden Gruppen gegenüber den Mono- und Dikotylenbränden aus der gleichen Gruppe.

Weltweite Beachtung und Bedeutung erlangten die Brandpilze durch ihr gehäuftes Auftreten auf Monokotylen bzw. auf deren Nutzgräsern. Nach NOBLE (1924) verursachte z. B. in den 20-iger Jahren der Befall durch Urocystis tritici eine der schlimmsten Weizenkrankheiten in Australien. Hochgerechnet vernichtete dieser Parasit ca. 3 % der jährlichen Gesamternte bzw. minderte auf einzelnen Feldern den Ernteertrag um bis zu 70 %. Nach WHITEHEAD (1921) führte das epidemische Auftreten von Urocystis cepulae in Großbritannien vielerorts zu einem totalen Ausfall der Zwiebelernte.

Brandsporen sind zwar nicht humanpathogen, doch können sie durchaus allergische Reaktionen, insbesondere Asthma, hervorrufen (WITTICH & STAKMAN

1937). Indirekter Nutzen ist für einige Arten dadurch zu verzeichnen, daß sie die Ausbreitung von Ackerunkräutern verhindern , wie z.B. Ustilago cesatii auf Cenchrus tribuloides oder Ust. neglecta auf Setaria-Arten (DIETEL 1928). Der genannte Autor (DIETEL 1928:6) führt weiter an: " Von direktem Nutzen ist höchstens zu berichten, daß die durch Ust. esculenta spindelförmig verdickten Stengel von Zizania latifolia in China und Japan als Gemüse gegessen werden. In Mexiko werden auch die umfangreichen Brandbeulen, die Ust. zeae am Mais erzeugt, solange sie noch zart und markig sind, gegessen."

Die Einführung der Ustilaginales erfolgte 1847 durch die Gebrüder L. und Ch. TULASNE. Sie unterteilten diese Gruppe in die Ustilagineae und Tilletieae und faßten damit unter den 'Ustilaginées' Arten zusammen, deren makroskopisches Erscheinungsbild weitgehend gleich ist. Die kleine Einschränkung durch 'weitgehend' bezieht sich darauf, daß sich für den jeweiligen Befallstyp der beiden Gruppen sowohl in der angloamerikanischen als auch in der französischsprachigen Literatur eigene Begriffe eingebürgert haben: "smut" und "bunt" bzw. "charbon" und "carie". Die systematische Trennung der beiden Gruppen erfolgte lange Zeit auf Familienebene (TULASNE 1847, BREFELD 1895, GÄUMANN 1964, DURAN 1973) und wurde später auf Ordnungsebene angehoben (DONK 1973, OBERWINKLER 1977). Das strikte Auseinanderhalten der Tilletiales und Ustilaginales hatten aber bereits 1893 VAN TIEGHEM und 1900 PATOUILLARD betont, ohne dies in der systematischen Terminologie in gleicher Konsequenz zum Ausdruck zu bringen. Der Vorschlag, alle Brandpilze in nur einer Familie unterzubringen - diese müßte nach den Regeln der Priorität des Codes der Bot. Nomenklatur mit Ustilaginales bezeichnet werden -, wie 1924 von CUNNINGHAM und 1957 erneut von FISCHER & HOLTON vorgeschlagen wurde, fand bei den Mykologen kaum Beachtung und konnte sich zu keiner Zeit durchsetzen.
Die Ustilaginales und Tilletiales gehören zu den Heterobasidiomyceten, d. h. zu jenen Organismen, deren Basidiosporen nicht nur direkt mit Hyphen auskeimen können. Den Begriff der 'Heterobasidie' führte NEUHOFF (1924) in Anlehnung an die von PATOUILLARD (1900) aufgestellten 'Basidiomycètes Hétérobasidiés' ein. Zuvor schon hatte VAN TIEGHEM (1893) für die dickwandige Teliospore der Rost- und Brandpilze den Ausdruck 'Probasidie' geprägt. Davon mit aller Deutlichkeit zu trennen ist der Begriff 'Probasidie', der bei anderen Heterobasidiomyceten, z. B. bei Tremella grandibasidia, Exidia cookeri, bei Sebacina- und Tulasnella-Arten etc. als Ausdruck für die ganz junge Basidie/Basidienanlage steht und die keineswegs eine verdickte Zellwand besitzt (OLIVE 1944). NEUHOFF

(1924) präzisierte die Teliospore näher als die Zelle, in der die Verschmelzung der Kerne stattfindet; seine 'Hypobasidie' entspricht damit der Probasidie VAN TIEGHEMs nur zum Teil. Die sich aus der Probasidie VAN TIEGHEMs entwickelnde 'tube germinatif' entspricht nach NEUHOFFs Terminologie einer Epibasidie bzw. wird in dieser Arbeit mit dem von TULASNE geprägten Begriff 'Promycel' bezeichnet. Der analoge Begriff für Promycel oder Epibasidie ist bei DONK (1931, zitiert bei MARTIN 1938) die Metabasidie. In ihr findet nach DONK charakteristischerweise die Reduktionsteilung statt. Als Probasidie definiert DONK ähnlich wie NEUHOFF den Teil oder das Entwicklungsstadium der Basidie, in der die Karyogamie stattfindet (vgl. hierzu die Gegenüberstellung der Begriffe bei TALBOT 1954:250). Aus der Literatur geht hervor, daß die Reduktionsteilung bei den Brandpilzen sowohl in der Teliospore als auch im Keimschlauch stattfinden kann. Damit würden Teliospore und Promycel einer Basidie entsprechen, wie sie z.B. für Homobasidiomyceten und auch viele Heterobasidiomyceten typisch ist, die Sterigmen ausgenommen. Die am Keimschlauch gebildeten und so genannten Sporidien würden damit den Basidiosporen entsprechen. Da gezielte Untersuchungen in dieser Richtung nicht gemacht wurden, werden in dieser Arbeit vorerst die bisher üblichen Begriffe übernommen: die dickwandige Dauerspore oder Teliospore wird als Probasidie bezeichnet, der Keimschlauch als Promycel und die ihm ansitzenden einzelligen Fortpflanzungseinheiten als Sporidien.

Schwerpunktmäßig wird in der vorliegenden Dissertation das Problem der Gattungsabgrenzung zwischen Ginanniella CIFERRI und Urocystis RABENHORST behandelt. Die Notwendigkeit neuer Untersuchungen führt am besten die im folgenden nachgezeichnete Wechselgeschichte der beiden Gattungen vor Augen.

Vor ca. 160 Jahren verfasste Elias FRIES seine 'Systema mycologicum I-III' und die 'Summa vegetabilium Scandinaviae I-II' (NANNFELDT 1979). Und hier taucht erstmals der Gattungsname Tuburcinia auf (FRIES 1829:439). Die Diagnose lautet:

> "Sporae rotundatae, inaequales, opacae, sporidiis minimis pellucidis secedentibus farctae, plantis putridis innatae, floccis raris tenellis intertextis evanescentibus primo adhaerentes."

FRIES stellt diese Gattung zu den Hyphomycetes (den Fadenpilzen) und nicht zu den Coniomycetes (den Staubpilzen), wozu er seine Brandpilze rechnete. Von den

anfänglich drei bzw. ab 1849 vier Arten erwies sich Tuburcinia orobanches auf Orobanche ramosa als einziger Brandpilz. Das überrascht deswegen, weil FRIES seine Gattung ja nicht zu den in seinem Werk ebenfalls aufgeführten Brandpilzen rechnete.

FRIES lebte und lehrte in Schweden, RABENHORST in Deutschland. So wird erklärbar, daß RABENHORST 1844 in seiner 'Kryptogamenflora von Deutschland' die genannte Gattung nicht anführte. LÉVEILLÉ verließ sich auf die Autorität RABENHORSTs und bezeichnete bei der Durchsicht der Pilze im Pariser Museumsherbarium alle Arten mit gleichen Merkmalen wie Tuburcinia FRIES als Polycystis. Seine Gattungsdiagnose lautet (LÉVEILLÉ 1849:269):

> "Receptaculum innatum obliteratum. Sporangia globosa extus vesiculosa latitantia tandem epidemide rupta in pulverem fatiscentia."

Da der Name Polycystis bereits für eine Algengattung verwendet worden war, wandelte RABENHORST 1856 Polycystis LÉVEILLÉ in Urocystis RABENHORST um.
Das hatte zur Folge, daß in der nachfolgenden Zeit nun Brandpilze mit gleichen Merkmalen wahlweise zu Tuburcinia FRIES oder Urocystis RABENHORST gestellt wurden.
BERKELEY rechnete 1860 zu der FRIESschen Gattung erstmals Tub. trientalis. Diese Art spielt deswegen eine wichtige Rolle, da sie 1882 von WORONIN nicht nur als Typusart der revidierten Gattung Tub. FRIES emend. WORONIN eingeführt wird, sondern auch den einzigen Vertreter darstellt. Der Grund dafür ist die bei Tub. trientalis auffällige Konidiengeneration. Damit wird das Vorhandensein einer Nebenfruchtform erstmals zu einem generischen Merkmal aufgewertet.
Die unüberschaubar gewordene Situation regt LIRO (1922) zu einer erneuten Untersuchung der beiden Gattungen an. Hierbei rückt er die Morphologie der Sporenballen in den Vordergrund und kommt zu dem Schluß, daß diese durchgehend aus Hauptsporen und Nebensporen aufgebaut sind und lediglich in der Sporenanzahl pro Sporenballen variieren. Eine Nebenfruchtform als Differentialmerkmal bewertet er folgendermaßen (1922:11):" Allein ganz abgesehen von der Misslichkeit, auf solchen Gründen Gattungen im allgemeinen aufzustellen, kommt in diesem Falle als schwerwiegend die Tatsache in Betracht, daß bei Tuburcinia orobanches, d e m U r t y p d e r g a n z e n G a t t u n g, keine Konidiengeneration bekannt ist. Man ist also nicht

berechtigt, diejenigen Arten, die einer Konidiengeneration eventuell entbehren, zu einer besonderen Gattung Urocystis zu vereinigen." Konsequenterweise bezieht LIRO Urocystis RBH. in Tuburcinia FR. ein und führt Tub. orobanches als Typusart (wieder) ein. In der Zwischenzeit wurde aber Urocystis RBH. gegenüber Tub. FR. als 'nomen conservandum' deklariert (WAKEFIELD 1939). Dieser Beschluß wurde jedoch nicht von allen Mykologen akzeptiert (z. B. JØRSTAD 1942, WILSON & HENDERSON 1952).
CIFERRI befaßte sich 1938 erneut mit diesen Gattungen. Wie WORONIN gliedert er alle konidienführenden Arten aus und beschreibt sie unter Ginanniella CIFERRI neu. Seine Diagnose lautet:

> "Glomeruli sporis fertilibus et cellulis sterilibus constituti ut in Tuburcinia; sporae promycelium generantes; sporidia verticillata, acrogena, saepe sporidia secundaria, demum hyphae myceliae generantia. Status conidicus notus."

Als Vertreter führt er Gin. primulicola, Gin. primulae und Gin. trientalis an. Kurze Zeit später schon bemängelte ULBRICH (1940) CIFERRIs Gattungsbeschreibung mit der gleichen Begründung wie LIRO seinerzeit die Charakterisierung der in Rede stehenden Gattung durch WORONIN. ULBRICH (1940:73): "Die Mycelkonidiengeneration allein scheint mir noch kein ausreichendes Merkmal, um darauf eine Gattung zu begründen."
Sein zusätzliches Gattungskennzeichen betrifft die aus 'zahlreichen kantigen Brandsporen bestehenden, festen, nicht zerfallenden Sporenballen, die von einer mehr oder weniger lückenlosen Hülle steriler Nebenzellen umgeben sind'. ULBRICH grenzt damit Urocystis gegen Ginanniella folgendermaßen ab: die Brandsporenballen von Urocystis RBH. bestehen aus wenigen (1 - 3) Sporen und einer niemals zweischichtigen Nebenzellenhülle. Ginanniella CIF. emend. ULBRICH besitzt dagegen Sporenballen aus 10 - 50 - 70 Sporen, die stets von einer mehr oder weniger geschlossenen Nebenzellenhülle umgeben sind. Für Tuburcinia FR. emend. ULBRICH führt ULBRICH (1940:83) "Brandsporenballen von dichter, aus zahlreichen Nebenzellen bestehender, bisweilen zweischichtiger Hülle umgeben, nicht zerfallend", an. Die einzige (Typus-)Art ist Tub. orobanches.

Damit bestehen seit 1940 drei Gattungen für Pilze, deren Sporenballen nur aus Hauptsporen und Nebensporen aufgebaut sind, nebeneinander. ULBRICHs Gattungskonzept, aber auch die wahlweise Anerkennung oder Nicht-Anerkennung

gleicher Merkmale, unterstreicht am besten, daß in diesem Falle lichtmikroskopische Merkmale allein für eine eindeutige Abgrenzung nicht ausreichend sind. Eine neuerliche Untersuchung der beiden - oder drei - Gattungen unter Einbeziehung aller verfügbaren feinstrukturellen Daten ist daher dringend angezeigt.

Autor	sp. primulae	sp. primulicola
MAGNUS 1878	*	Pr. farinosa
WOLLEY 1884	*	Pr. farinosa
GODFRIN 1891	*	Pr. farinosa, Pr. officinalis, Pr. vulgaris
KÜHN 1882/1892	*	Pr. elatior, Pr. veris
BREFELD 1895	*	Pr. farinosa
BUBÁK 1916	*	Pr. elatior, Pr. veris
LÍRO 1922	Pr. acaulis, Pr.clusiana, Pr. elatior, Pr. officinalis (= suaveolens), Pr. veris, Pr. vulgaris	Pr. farinosa
CIFERRI 1938	Pr. elatior	Pr. farinosa
ULBRICH 1940	Pr. elatior, Pr. veris	Pr. farinosa
JØRSTAD 1942	**	Pr. veris, Pr. vulgaris
ZUNDEL 1953	Pr. acaulis, Pr. elatior, Pr. officinalis	Pr. farinosa, Pr. veris, Pr. sp.
LINDEBERG 1959	**	Pr. elatior, Pr. farinosa, Pr. stricta, Pr. veris, Pr. vulgaris
VÁNKY 1985	Pr. veris ssp. veris, ssp. canescens	Pr. farinosa
in dieser Arbeit		Pr. veris

Tabelle 1: Das Wirtsspektrum der beiden Arten Gin. primulicola und Gin. primulae überschneidet sich je nach Autor. Hinter den Autoren ist unter der Artbezeichnung das jeweilige Wirtsspektrum angegeben.

* = Die Art ist nicht aufgeführt. ** = Die Art wird nicht anerkannt.

Bei Ginanniella primulicola und Gin. primulae fehlt zudem auch auf Artebene eine konsequent durchgeführte Nomenklatur. Das Wirtsspektrum, hier als arttrennendes Merkmal verwendet, überschneidet sich bei den beiden Brandpilzarten. Gin. primulicola und Gin. primulae werden von manchen Autoren als zwei eigene Arten angeführt, während andere Gin. primulae nicht anerkennen oder als Sektion von Gin. primulicola führen. Eine Orientierungshilfe für diesen speziellen Punkt soll Tabelle 1 geben; Primula officinalis wird dabei als Synonym von Pr. veris geführt.

Die von ROSTRUP 1879 (in FISCHER v. WALDHEIM 1879) erstmals genannte Sorosporium primulae wurde von Ur. primulicola lediglich aufgrund der größeren Sporenballen getrennt. Sie wurde in der nachfolgenden Zeit von manchen Autoren nicht aufgeführt, weil sie vermutlich nicht bekannt war (vgl. Tabelle 1), andere ließen beide Arten nebeneinander bestehen, schlossen aber nicht aus, daß Tub. primulae ein biologische Art von Tub. primulicola sei (LIRO 1922, 1938). CIFERRI (1938), ULBRICH (1940), ZUNDEL (1953) und VÁNKY (1985) erkennen beide Arten ausdrücklich an, während JØRSTAD (1942), WILSON & HENDERSON (1952) und LINDEBERG (1959) nur Ur. primulicola gelten lassen, obwohl auch ihnen die differierende Größe der Sporenballen bekannt war. LINDEBERG (1959:95) vermerkt hierzu: "The smuts on Primula sect. Farinosae PAX (i.e. P. farinosa and P. stricta) have ... been regarded as specifically distinct from those on sect. Vernales PAX (i.e. P. elatior, P. veris, P. vulgaris). The morphological difference ist very slight, the spore balls of the Farinosae being somewhat smaller than those of the Vernales smuts. There is certainly a physiological differentiation to each section." Direkter drückt sich in diesem Punkt JØRSTAD (1942:242) aus: "I do not follow Liro and Ciferri in maintaining T. primulae on Pr. elatior JACQ. as a separate species, supposed to possess somewhat larger spore-balls than T. primulicola (with type host Pr. farinosa L.); to my mind the difference is too slight for being of taxonomic importance."
Da der Parasit auf Primula farinosa nicht aufgefunden werden konnte, wurde als Vergleichsmaterial zu dem auf Primula veris gefundenen Brandpilz Herbarmaterial herangezogen. Daraus ergab sich, daß der Brand auf Primula veris tatsächlich etwas kleinere Sporenballen besaß. Ohne damit irgendeine Wertung, was die Existenzberechtigung beider Arten betrifft, zu verbinden, wird der auf Primula veris vorkommende Parasit der kleineren Brandsporen wegen als Ginanniella primulicola bezeichnet.

Zusätzlich wurde Thecaphora seminis-convolvuli untersucht. Diese Art, die vorwiegend zu den Ustilaginales s. str. gestellt wird, wurde deswegen ausgesucht, weil sie als Vertreter der anderen Brandpilzordnung - eben der Ustilaginales s. str. - wie die untersuchte Gin. primulicola Sporenballen aufweist und zudem ein verwechselbar ähnliches Befallsbild besitzt. Thec. sem.-conv. und Ginanniella primulicola würden somit zwei konvergente Entwicklungslinien in zwei verschiedenen Ordnungen repräsentieren.

Ziel der Arbeit war es, zunächst unabhängig voneinander die Entwicklungszyklen der untersuchten Arten aufzuklären und darzustellen bzw. Kultivierungsversuche durchzuführen, mit deren Hilfe makroskopisch nicht mehr in Erscheinung tretende, vielleicht aber systematisch relevante Merkmale eruiert werden sollten. Für Ginanniella CIFERRI und Urocystis RABENHORST sollten an deren Vertretern sowohl auf lichtmikroskopischer als auch auf feinstruktureller Ebene möglichst viele Merkmale herausgearbeitet werden, mit deren Hilfe die Frage der Abgrenzung eventuell geklärt werden könnte. In der Folge sollte dann geprüft werden, ob und welche der drei Gattungen Tuburcinia FRIES, Urocystis RABENHORST und Ginanniella CIFERRI Existenzberechtigung nebeneinander haben können.

Im Text, auf den Abbildungen und bei deren Legenden verwendete Abkürzungen:

A	Auffaltungen der den Porus überziehenden Deckschicht
aM	Aufgefaltete Membranen
aSch	Dem Exospor aufgelagerte Schicht
B	Bläschen
c	Zwischenschicht der Antherenwand
Chl	Chloroplast
Chr	Chromatinhaltiger Bereich
Cy	Cytoplasma
D	Dictyosomen
E	Einschlüsse in der Haustorienzellwand
e	Epidermis
ehM	Extrahaustoriale Matrix
Endo	Endosporium
ER	Endoplasmatisches Retikulum
EW	Epidermis des Wirtes
Exo	Exosporium
ezM	extrazellulare Matrix
F	Funiculus
f	Faserschicht
FrknW	Fruchtknotenwand
HFF	Hauptfruchtform
HS	Hauptspore
hS	Homogen aufgebaute, verdicke Zellwand
HZW	Hyphenzellwand
I	Verlängertes Internodium
KlSch	Klebende Schicht zwischen Einzelsporen
KM	Kernmembran
KP	Keimporus
KR	Keimschlauchrest
KSch	Kopulationsschlauch
L	Lipidtröpfchen/Ölkörper
LM	Lichtmikroskop(ie)
M	Mitochondrium
MK	Multivesikulärer Körper
Ml	Mittellamelle

N	Nucleus
n	Nucleolus
NFF	Nebenfruchtform
NS	Nebenspore
Ök	Ölkörper
P	Porus eines Septums
PD	Den Keimporus überziehende Deckschicht
Pl	Plasmalemma
Pr	Promycel
PS	Pseudoschnallen
R	Rückzugsseptum
S	Septum (im allgemeinen Sinne)
Sa	Samenanlage
Sch	Schutzschicht/Pfropf über dem Keimporus
Sp	Sporidie
SPK	Spindelpolkörper
T	Tonoplast
TEM	Transmissionselektronenmikroskop(ie)
Va	Vakuole
W	Wandschichten
Wa	Wandschichtauflagerungen
WK	WORONIN-Körper
WZ	Wirtszelle
WZW	Wirtszellwand

Der Maßstab bei den TEM-Abbildungen beträgt 2 µm, wenn nicht anders angegeben.

Alle Aufnahmen stammen von der Verfasserin, außer Abb. 30d, Abb. 99a und Abb. 108a. Diese hat mir dankenswerterweise Herr Privatdozent Dr. Deml zur Verfügung gestellt. Zudem wurden alle REM-Aufnahmen von Herrn Schoppmann (Inst. f. Biologie II) gemacht. Die einleitenden Bemerkungen zu jedem Brandpilz sind nicht aufeinander abgestimmt; dort wird lediglich kurz auf Bemerkenswertes, das bei der jeweiligen Art aufgefallen war oder erwähnenswert schien, eingegangen.

Tabelle 1: Seite 7 Tabelle 2: Seite 92 Tabelle 3: Seite 269
Tabelle 4: Seite 270 Tabelle 5: Seite 286

II MATERIAL UND METHODEN

1. Liste der untersuchten Arten und Angabe ihrer Fundorte

(AN = Herbarium Apollonia Nagler, Tübingen)

Thecaphora seminis-convovuli (DESMAZIÈRES) ITO

* AN 24 auf Convolvulus arvensis L.
  D, Berlin-Dahlem.
  März 1983
  leg. & det.: G. Deml

* AN 67 auf Convolvulus arvensis L.
  D, BW, Tübingen, Weg zwischen Institut und Hagelloch.
  24. 8. 1983
  leg. & det.: A. Nagler

* AN 71 auf Convolvulus arvensis L.
  D, BW, Tübingen, Maisfeldrand an der Straße zwischen Tübingen und Hagelloch , Bushaltestelle "Kreuzberg".
  31. 8. 1984
  leg. & det.: A. Nagler

* AN 141 auf Convolvulus arvensis L.
  D, BW, Krassbronn (Ostalbkreis), Weizenfeldrand auf dem Weg in Richtung Birkenzell vorbei am Wasserturm.
  18. 7. 1985
  leg.: A. und H. Nagler det.: A. Nagler

Ginanniella primulicola (MAGNUS) CIFERRI

* AN 3 auf Primula veris L. (NFF)
  D, BW, Tübingen-Hagelloch, Wiese hinter dem Sportplatz am Waldrand.
  20. 4. 1983
  leg. & det.: A. Nagler

* AN 6 auf Primula veris L. (Konidienstadium)
D, BW, Tübingen-Hagelloch, Wiese hinter dem Sportplatz am Waldrand.
10. 4. 1983
leg. & det.: A. Nagler

* AN 46 auf Primula veris L. (HFF)
D, BW, Tübingen-Hagelloch, Wiesenrand, Sportplatznähe.
30. 4. 1983
leg. & det.: A. Nagler

* AN 119 auf Primula veris L. (HFF)
D, BW, Anhausen-Indelfingen, Lautertal, Schwäb. Albvereinswanderweg, auf einer Lichtung.
11. 6. 1983
leg.: K. Brellochs det.: A. Nagler

Ginanniella trientalis (BERKELEY & BROOME) CIFERRI

* AN 97 auf Trientalis europaea L.
S, Dalarna, pr. pag. Gagnef, ad lacum Mojesjön, 230 m ü. M.
18. 8. 1978
leg. & det.: K. VÁNKY

* AN 116 auf Trientalis europaea L.
S, Dalarna, pag. Gagnef, ad lacum Mojesjön, 230 m ü. M.
5. 8. 1984
leg. & det.: K. VÁNKY

Urocystis apropyri (PREUSS) SCHRÖTER

* AN 23 auf Alopecurus pratensis L.
D, BW, Tübingen, Weg von Bot. Institut Richtung Heuberger Tor.
27. 5. 1983
leg. & det.: A. Nagler

* AN 98 auf Alopecurus pratensis L.
D, BW, Ostalbkreis, Krassbronn, am Wegrand in Richtung Birkenzell über Schimmelholz.
28. 7. 1984 und 31. 8. 1984
leg. & det.: A. Nagler

Urocystis anemones (PERSOON) WINTER

* AN 14 auf Anemone nemorosa L.
D, BW, Tübingen-Hagelloch, Wiese am Waldrand in Richtung Himbachtal.
30. 4. 1983
leg. & det.: A. Nagler

* AN 20 auf Anemone nemorosa L.
D, BW, Stuttgart-Zuffenhausen, Bußallee in der Nähe des Sportplatzes.
25. 4. 1983
leg. & det.: A. Nagler

* AN 32 auf Anemone nemorosa L.
D, BW, Beuron, Kr. Sigmaringen, Laubwald links d. Straße von Beuron nach Friedingen unterhalb d. Alpblicks und des Prälatfelsens.
20. 5. 1983
leg. & det.: A. und B. Nagler

Urocystis colchici (SCHLECHTENDAL) RABENHORST

* AN auf Colchicum autumnale L.
D, BW, Tübingen-Hagelloch, beim Sportplatz am Waldrand.
20. 4. 1983
leg. & det.: A. Nagler

* AN 13 auf Colchicum autumnale L.
D, BW, Ostalbkreis, Krassbronn, Wiese an der Straße von Krassbronn nach Hirlbach.

30. 4. 1984
leg. & det.: A. Nagler

* AN 93 auf Colchicum autumnale L.
D, BW, Tübingen, Friedensweg zwischen Hagelloch und Heuberger Tor.
25. 5. 1984
leg.: R. Wächter det.: A. Nagler

Urocystis eranthidis (PASSERINI) AINSWORTH & SAMPSON

* AN 34 auf Eranthis hyemalis (L.) SALISB.
D, Bayern, München, Abteil 'Frühlingsgarten' des Bot. Gartens.
28. 5. 1983
leg. & det.: A. Nagler

* AN 88 auf Eranthis hyemalis (L.) SALISB.
D, Bayern, München, Abteil 'Frühlingsgarten' des Bot. Gartens.
10. 5. 1984
leg. & det.: A. Nagler

Urocystis ficariae (LIRO) MOESZ

* AN 94 auf Ranunculus ficaria L.
D, BW, Tübingen, Heuberger Tor in Richtung Bebenhausen, Waldstück links des Weges.
26. 5. 1984
leg. & det.: A. Nagler

* AN 122 auf Ranunculus ficaria L.
D, BW, Tübingen-Waldhäuser Ost, Waldstück beim Trimm-Pfad.
1. 5. 1985
leg. & det.: A. Nagler

Urocystis galanthi PAPE

* AN 7 auf Galanthus nivalis L.
  D, Bayern, Dillingen a. d. Donau, im Kreuzgarten des Kapuzinerklosters.
  23. 4. 1983
  leg. & det.: A. Nagler

* AN 11 auf Galanthus nivalis L.
  D, BW, Tübingen, Bot. Garten
  24. 4. und 12. 5. 1984
  leg. & det.: A. Nagler

Urocystis ranunculi (LIBERT) MOESZ

* AN 77 auf Ranunculus repens L.
  D, BW, Tübingen, Weg vom Heuberger Tor in Richtung Bebenhausen, links am Wegrand.
  11. Nov. 1983
  leg. & det.: A. Nagler

* AN 114 auf Ranunculus repens L.
  D, BW, Tübingen-Hagelloch, Becklesgarten.
  26. 5. 1984 und 2. 9. 1984
  leg. & det.: A. Nagler

Urocystis syncocca (KIRCHNER) LINDEBERG

* AN 9 auf Hepatica nobilis MILL.
  D, BW, Tübingen-Hagelloch, Garten von Prof. Oberwinkler.
  26. 4. 1983
  leg. & det.: F. Oberwinkler

* AN 33 auf Hepatica nobilis MILL.
  D, Bayern, Kreis Starnberg, links der Straße zwischen Wangen und Leutstetten, kurz vor der Kurve am Sonnenberg (661 m ü. M.).

28. 5. 1983
leg.: A. und B. Nagler, H. Pilster det.: A. Nagler

* AN 68 auf Hepatica nobilis MILL.
A, Kärnten, Villach, in einem Waldstück.
24. 8. 1983
leg. & det.: L. Horovitz

2. Nährmedien

Folgende Nährmedien wurden verwendet:

- Malt - Yeast - Peptone - Medium (BANDONI 1972)

Malzextrakt (bzw. LÖFFLUND-Malz)	7,0 g
Soytone (Difco)	1,0 g
Hefeextrakt	0,5 g
Agar	15,0 g
Aqua dest.	1 l

- Wasseragar

Agar	15,0 g (bzw. 5 oder 2,5 g)
Aqua dest.	1 l

- Malzagar

Malzextrakt (LÖFFLUND)	5,0 g (bzw. 2,0)
Agar	15,0 g
Aqua dest.	1 l

Zusätzlich zu den aufgeführten Festmedien wurden für die Keimungs- und Kultivierungsversuche auch noch Flüssigmedien verwendet. Das Verhältnis der einzelnen Komponenten zueinander wurde dabei nicht verändert, lediglich kein Agar zugesetzt. Von den Nährlösungen wurden jeweils 5 ml in ein Reagenzglas pipet-

tiert, dieses mit einem Stopfen verschlossen und 20 Minuten lang bei 120 Grad Celsius und dem Druck von 1 Bar autoklaviert. Als Flüssigmedien wurde regelmäßig auch destilliertes Wasser verwendet. Alle Medien wurden wurden nach dem oben angegebenen Modus behandelt.

3. Keimungs- und Kulturbedingungen

Für die Keimungsversuche wurden entweder frisch aufgesammelte Sporen verwendet, solche, die im Gefrierschrank gelegen hatten oder Material, das in Dialyseschläuchen im Freien überwintert hatte. Die frischen Sporen wurden möglichst noch ungeöffneten Sporenlagern entnommen und sofort unter sterilen Bedingungen auf den Medien ausgestreut. War bei den Blatt- und Stengelbränden die schützende Epidermis über den Sporenlagern schon aufgebrochen und die Sporen verunreinigt, wurden diese mit Tween 80 (1 Tropfen auf 500 ml a. dest; LACY 1968) oder mit Amisept (N-Benzyl-N,N-dimethyl-N-(4-(1,1,3,3-tetramethylbutyl)-phenoxyäthoxyäthyl)-ammoniumchlorid $C_{27}H_{42}ClNO_2$; MERCK, Darmstadt) in 0,03 %-iger Konzentration behandelt. Die Reinigungsmittel wurden mehrmals mit a. dest. ausgewaschen. Kontaminationen konnten dadurch weitgehend vermieden werden.

Die beimpften Petrischalen oder Reagenzglasröhrchen wurden bei 10 oder 18 Grad Celsius (Hell-Dunkel-Rythmus von jeweils 12 Stunden) und bei Raumtemperatur (unter natürlichen Lichtverhältnissen) inkubiert. Die Temperaturbedingungen wurden dahingehend variiert, daß die Sporen erst hohen (40 bzw. 50 Grad Celsius) oder abwechselnd hohen und niedrigen (bis -5 Grad) Temperaturen ausgesetzt und dann bei gleichbleibenden Verhältnissen inkubiert wurden. In anderen Experimenten wurde bei schwierig keimenden Arten versucht, die Keimung der Sporen durch Behandlung mit Benzaldehyd (Verdünnung mit a. dest. im Verhältnis 3 : 2 000 000) einzuleiten. STAKMAN & al. (1934) erzielten mit dieser Methode bei Urocystis occulta sehr gute Ergebnisse, während KREITLOWs (1948) Versuche in dieser Richtung bei Ur. agropyri durchweg negativ waren.

Die beimpften Petrischalen wurden regelmäßig bei 250-facher Vergrößerung unter dem Lichtmikroskop kontrolliert; die Reagenzgläser wurden zunächst unter dem Binokular oder mit dem bloßen Auge geprüft und mehrmals unter sterilen Bedingungen Proben entnommen.

Die Nebenfruchtform der untersuchten Arten wurde auf Festmedien und Flüssigmedien (auch als Schüttelkulturen) kultiviert; bei einer anderen Art

die keine Konidienphase ausbildete, konnte dagegen nur Nährlösung als Kultivierungsmittel verwendet werden.
Bei allen Brandpilzen, sofern sie keimten und sich kultivieren ließen, wurden in vitro-Sporenbildungsversuche durchgeführt. Als Ausgangsmaterial dienten im Falle von Ginanniella primulicola und Thecaphora seminis-convolvuli die auf den Nährmedien gekeimten Konidien. Diese wurden mit einem Stück Agar abgedeckt und unter unveränderten Bedingungen weiterinkubiert. Nach geraumer Zeit war eine Verfärbung des Kulturmaterials zwischen den Agarschichten sichtbar. Von diesen Stellen entnommene Proben zeigten, daß unter Laborbedingungen die Bildung von Sporenballen eingesetzt hatte.
In anderen Fällen gelang die Kultivierung nur in flüssigen Medien, in die auf festen Medien gekeimte Brandsporen übertragen worden waren.

4. Kernfärbung

Damit das gekeimte Material gefärbt werden konnte, wurden Objektträger-Kulturen nach VAN UDEN (1951) hergestellt. Die Überprüfung der Kernverhältnisse erfolgte mittels Giemsafärbung (BAUER 1983):

- Antrocknen des Materials auf Objektträgern bei 60 Grad Celsius ca. 30 Minuten oder über Nacht bei Raumtemperatur.
- Fixierung in Alkohol-Eisessig (3:1).
- Kurzes Eintauchen in 70 %-igen Alkohol, dann in a. dest.
- Hydrolyse in 1N HCl ca. 8 Minuten bei 60 Grad Celsius.
- Auswaschen in Phosphatpuffer nach SÖRENSEN (pH 7).
- Färbung in einer mit Phosphatpuffer verdünnten Giemsalösung (Färbelösung : Puffer = 1 : 9), 120 Minuten.
- Mehrmaliges Auswaschen der Färbelösung mit Phophatpuffer.
- Trocknung der Präparate und Eindeckeln mit Entellan.

Bei der Färbung tauchte die Schwierigkeit auf, daß sich die Sporenballen ihrer Größe wegen vom Objektträger nach der Alkoholstufe ablösten. Durch Anwendung der von KNIEP (1917b) beschriebenen Äther-Zelloidin-Behandlung konnte dieses Problem umgangen werden. Der gleiche Effekt wird aber auf sehr viel kürzerem Wege dadurch erreicht, daß die Objektträger in Alkohol und a. dest. nicht getaucht wurden, sondern die Lösungen auf die Präparate aufgetropft werden.

Ist das destillierte Wasser angetrocknet, können die Objektträger auf dem üblichen Wege weiterbehandelt werden.
Ebenfalls nach der Giemsa-Methode wurde Mycel gefärbt, das frisch noch unreifen Sporenlagern entnommen worden war. Die verknäuelten Hyphen wurden entweder vorsichtig auseinandergezupft oder in Kalilauge ebenso vorsichtig gequetscht. Die Lauge wurde mit a. dest. vor der Färbung sorgfältig ausgespült. Dauerpräparate oder Frischpräparate wurden bei Durchlicht, mit oder ohne Phasenkontrast, und bei 2 500-facher Vergrößerung mikroskopiert und die entsprechenden Stadien gezeichnet.

5. Lichtmikroskopie

Zur Überprüfung von Myceleigenschaften, Sporenbildungsstadien und der Ausgestaltung der Neben- und Hauptfruchtformen wurden unter dem Binokular Handschnitte bevorzugt von Frischmaterial oder auch von AFE-fixiertem Material hergestellt. Die Schnitte wurden in 10 %-iger Kalilauge oder in dest. Wasser gequetscht und mit einem WILD-Lichtmikroskop untersucht. Zeichnungen wurden ausschließlich unter dem 100-Okular unter Verwendung von Ölimmersion angefertigt. Zusätzlich wurde mit einer Aufsetzkamera auf einem ZEISS-Standardmikroskop gearbeitet.
Alle Zeichnungen wurden selbst angefertigt, unter Verwendung von Tusche auf Transparenzpapier übertragen, zu Tafeln zusammengeklebt und im Fotolabor abfotografiert.

6. Transmissionselektronenmikroskopie

Für die TEM-Untersuchungen wurde stets Frischmaterial verwendet, das wie folgt präpariert wurde:

- Vorfixierung des in kleine Stücke geschnittenen Materials in 2,5 %-igem Glutaraldehyd in 66 mM Phophatpuffer nach SÖRENSEN, pH 7,2.
- Auswaschen der Fixierungslösung mit Puffer (Phosphatpuffer, $MgSO_4$ - Lösung, a. bidest.), 1 Stunde lang im Abstand von 10 Minuten.
- Fixierung in einer gepufferten 1 %-igen Osmiumtetroxid-Lösung über 120 Minuten unter Lichtabschluß bei Raumtemperatur.

- Auswaschen der Osmiumtetroxid-Lösung mit a. bidest., 1 Stunde lang im Abstand von 10 Minuten.
- Nachkontrastierung in 1 %-iger wässriger Uranylacetat-Lösung im Dunkeln, 60 Minuten bei Raumtemperatur.
- Auswaschen mit a. bidest. 3 mal im Abstand von jeweils 10 Minuten.
- Entwässerung in einer absteigenden Ethanolreihe unter Verwendung unvergällten Alkohols: 50, 70, 85, 95, 100, 100 %-ig.
- Überführung in Silikonschalen und Einbettung in ERL nach SPURR (1969).

Ultradünnschnitte wurden mit einem Diamantmesser an einem REICHERT Ultramikrotom hergestellt, mit Kupfer-Netzchen aufgenommen und nach der von REYNOLDs (1963) entworfenen Methode mit Bleicitrat nachkontrastiert. Die Untersuchung der Präparate erfolgte mit einem ZEISS EM 9 S-2.
Zur gezielten ultrastrukturellen Untersuchung von bestimmten Keimungsstadien wurde folgende Methode angewandt: das auf den Medien gekeimte Material wurde mit einer zweiten, dünnen Agarschicht überdeckt. An geeigneten Stellen wurden Blöckchen mit ca. 3 mm Kantenlänge ausgestanzt und die Ränder der beiden Agarschichten mit einer heißen Rasierklinge verschmolzen. Diese Agarblöckchen wurden dann nach der oben beschriebenen Weise präpariert und in den Silikonschalen so ausgerichtet, daß die Wachstumsebene des Pilzes parallel zur Schnittfläche lag. Durch Antrimmen der ERL-Blöckchen und anschließender Kontrolle unter dem LM konnte gleichsam milimetergenau auf die gewünschten Stellen feingetrimmt werden.

III ERGEBNISSE

Thecaphora seminis-convolvuli (DESM.) ITO
(auf Convolvulus arvensis L.)

1. Die Nebenfruchtform

Befallsbild

Convolvulus arvensis, die Ackerwinde, ist fast über die ganze Erde verbreitet, fehlt aber in großen Teilen der Tropen und in Australien. In Mitteleuropa ist diese Art sicher seit alten Zeiten ansässig (HEGI V(3): 2086-2089). Sie stellt ein lästiges und recht schwer zu bekämpfendes Unkraut dar. Dieser Umstand erleichtert das Auffinden des auf der Pflanze parasitierenden Brandpilzes insofern, als ein einmal ausgemachter Fundort längere Zeit Material liefert. Der niederliegende oder windende Stengel bildet zahlreiche Blüten, die jeweils einzeln in den Achseln der Laubblätter stehen. Oft sind alle Blüten einer Sprossachse befallen, vereinzelt sind dazwischen auch gesunde anzutreffen. Diese Blüten öffnen sich einmal pro Tag und haben dann abgeblüht. Die Blütenkelche infizierter Pflanzen gehen ebenfalls auf, verharren gelegentlich aber in halbgeöffneter Stellung. Die contorte Lage der sympetalen Blütenblätter ist dabei noch gut erkennbar (Abb. 1a).

Im jungen Befallsstadium können die betreffenden Pflanzen nur an der Farbe ihrer Staubbeutel von nicht-infizierten unterschieden werden. Deren Antheren sind entweder auffallend lila gefärbt oder fast weiß (Abb. 1b) und heben sich dann kaum von der ebenfalls hellen Krone ab. Im Gegensatz dazu besitzen befallene Antheren einen deutlich sichtbaren bräunlich-schmutzigen Überzug (Abb. 1c). Er rührt von der Konidienphase des Brandpilzes her und zeigt bei stärkerer Vergrößerung eine krümelig-lockere Konsistenz (Abb. 2a, b). In sehr frühen Befallsstadien, wenn die Blütenkrone noch geschlossen ist, dokumentiert ausschließlich die Färbung der Antheren den Befall, denn ihre Oberfläche ist bei makroskopischer Betrachtung zu diesem Zeitpunkt noch glatt und feucht glänzend.

Abb. 1: Thecaphora seminis-convolvuli - Habitus einer erkrankten Pflanze (a); makroskopisches Erscheinungsbild gesunder (b) und infizierter Antheren (c) von Convolvulus arvensis.

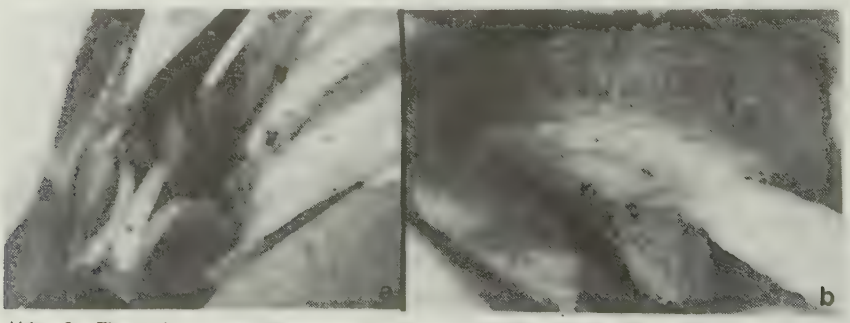


Abb. 2: Thecaphora seminis-convolvuli - Aufpräparierte Kronröhre von Convolvulus arvensis. Die Filamente sind frei von Konidien (a: Pfeil), während die Antheren mit diesen vollständig bedeckt sind (b).

Konidienbildung (Abb. 3 - Abb. 6)

Ein Schnitt durch die Theken der Antheren zeigt jedoch, daß das konidienbildende Mycel bereits in diesem Stadium die Epidermis der Antherenwand stark durchwuchert hat und sie stellenweise vollständig bedeckt (Abb. 3, 4). Dagegen sind sowohl in der unter der Epidermis liegenden Faserschicht als auch in der manchmal noch vorhandenen Zwischenschicht nur wenige Hyphen anzutreffen. Die Tapetumschicht scheint nicht infiziert zu werden: Reife Pollenkörner werden selbst bei stärkstem Befall in den Pollensäcken noch gebildet (Abb. 3). Ob sie jedoch ihre Funktion noch erfüllen können, ist fraglich, da sich erkrankte Antheren selbst im abgeblühten Zustand der Pflanze nicht mehr öffnen. Nicht auszuschließen ist allerdings, daß die Pollenkörner schon in den Pollensäcken auskeimen und Selbstbefruchtung herbeiführen. Kleistogamie bei Convolvulus arvensis wurde schon von FEHÉR 1910 beschrieben. Wie aus Abb. 3 ersichtlich wird, sind Hyphen auch im Bereich des Konnektivleitbündels und sogar im Leitbündel selbst zu finden. Vor allem das zwischen Leitbündel und den Theken liegende Gewebe ist von Mycel durchsetzt (Abb. 3: Pfeil). Die eigentlichen konidienbildenden Hyphen breiten sich rasenförmig auf der Antherenepidermis aus, indem sie büschelartig zwischen den Zellen hervorbrechen. Das Mycel wächst interzellular, scheint in gleichem Maße aber auch in die Zellen einzudringen. Hyphen vor der Konidienbildung sind apikal nur wenig verdickt, gelegentlich septiert (Abb. 4).

Die Hyphen sind dichtestens mit reservesubstanzhaltigem Cytoplasma angefüllt. Vor bzw. während der Konidienabschnürung verlängern sich die anfangs eher gedrungen erscheinenden Hyphen zum Teil noch beachtlich. Der cytoplasmatische Inhalt konzentriert sich dabei auf den apikalen Bereich (Abb. 5, Abb. 6).

Dieser Abschnitt der Hyphe wird vom nun hyalinen, rückwärtigen Teil durch Bildung von Rückzugssepten abgetrennt. Manchmal ist auch das plasmaführende Hyphenstück septiert. Die Abgliederung der Konidien erfolgt stets apikal, d. h. an der Hyphenspitze, und einzeln. Das Plasma einer Hyphe kann bei der Konidienbildung vollständig aufgebraucht werden. Der zurückbleibende, hyaline Rest kollabiert schnell. Nachschiebende plasmatische Hyphen pressen die abfunktionierten Hyphen auf die Breite ihrer Zellwand zusammen. Nicht immer geht jedoch das gesamte Plasma in der Konidienbildung auf; dann bleibt nach der Abtrennung der Konidien ein plasmatisches Reststück zurück.

Ultrastrukturelle Aufnahmen konidienbildender Hyphen bestätigen, was lichtmikroskopisch bereits sichtbar ist (Abb. 6). Fast nur auf Höhe der Epi-

dermisoberfläche sind plasmatische Hyphen zu erkennen. Unmittelbar unterhalb des Abgliederungsbereiches ist das Mycel weitgehend kollabiert und zu einer amorphen Masse zusammengeschrumpft. Aus dieser Aufnahme geht des weiteren hervor, daß konidiogene Hyphen ebenso wie die abgeschnürten Konidien dikaryotisch sind (Abb. 6: Pfeile). Detaillierter als beim lichtmikroskopischen Befund läßt ein Ultradünnschnitt erkennen, in welchem Umfang Hyphen auch intrazellular wachsen.

Abb. 3: Thecaphora seminis-convolvuli - Querschnitt durch eine befallene Anthere von Convolvulus arvensis; zu sehen ist der starke Befall der Antherenwandschichten und daß das Mycel rechts und links des Filament-Leitbündels zur Sporenbildung übergeht (Pfeil). Das Filament (Einsatz) ist nur geringfügig von Hyphen durchsetzt. Die mit 'E' bezeichnete kugelige Emergenz befindet sich jeweils entlang der Aufrißlinien des Staubbeutels. Man beachte, daß die Antheren geschlossen sind; die Pollensäcke enthalten reife Pollenkörner.

200 µm

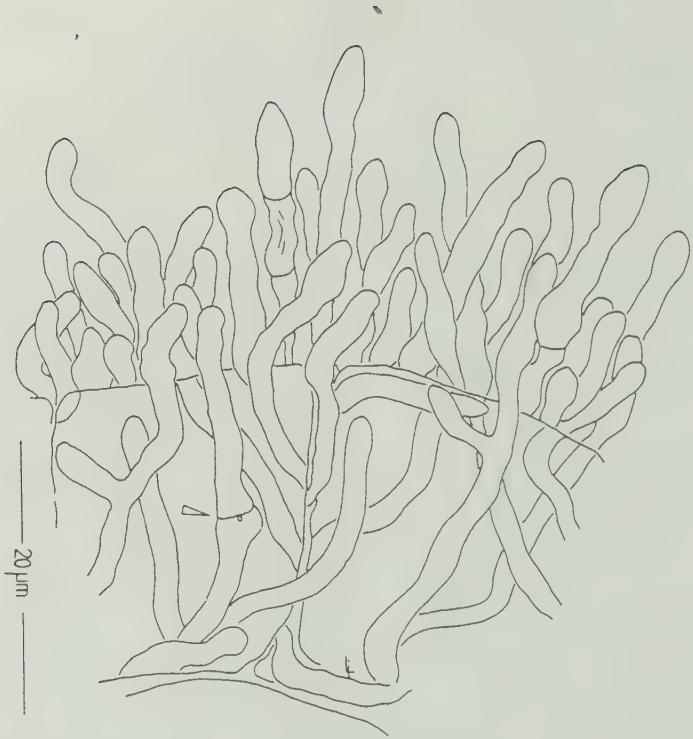


Abb. 4: Thecaphora seminis-convolvuli - Konidienbildendes Mycel vor der Konidienabschnürung. Die konidiogenen Hyphen sind vorwiegend gleich breit und in ihrem apikalen Bereich nur wenig septiert. Der Pfeil kennzeichnet eine Pseudoschnalle.

Morphologie der Konidien (Abb. 7, Abb. 8)

Die Morphologie der Konidien von Thecaphora sem.-conv. ist sehr einheitlich (Abb. 7). Die Konidien sind rund bis oval und länglich (Abb. 7a), ihre durchschnittliche Größe schwankt zwischen 9,5 und 15,5 µm Länge bzw. 4,0 und 8,0 µm Breite. Vereinzelt ist anhand einer kleinen Ausstülpung, die sich an einem der beiden Pole befindet, noch die ehemalige Stelle der Konidienabliederung an der Hyphe erkennbar (Abb. 7b). Die Konidien liegen in aller Regel einzeln vor;

Abb. 5: Thecaphora seminis-convolvuli - Abschnürung der Konidien an zumeist unverzweigten Konidienträgern. Vielfach haben sich bereits Rückzugssepten gebildet. Die plasmaleeren Bereiche kollabieren. An mehreren Stellen sind Pseudoschnallen zu sehen (Pfeile).

nur ausnahmsweise sind sie paarweise miteinander verbunden (Abb. 7c). Kernfärbungen ergaben, daß die weitaus größte Anzahl der Konidien zwei Kerne besitzt (Abb. 7d), und daß nur wenige ein- (Abb. 7e) bzw. dreikernig (Abb. 7f) sind. Die Kernverhältnisse des konidienbildenden Mycels lassen sich gut durch TEM-Aufnahmen belegen (Abb. 8). Die Aufnahme a dieser Abbildung zeigt eine dikaryotische Hyphe. Der rückwärtige Teil ist plasmaleer; ausschließlich im apikalen Teil befinden sich Kerne und Plasma. Wie auch aus der Abbildung 6 hervorgeht, ist das konidienbildende Mycel über weite Strecken hyalin. Die

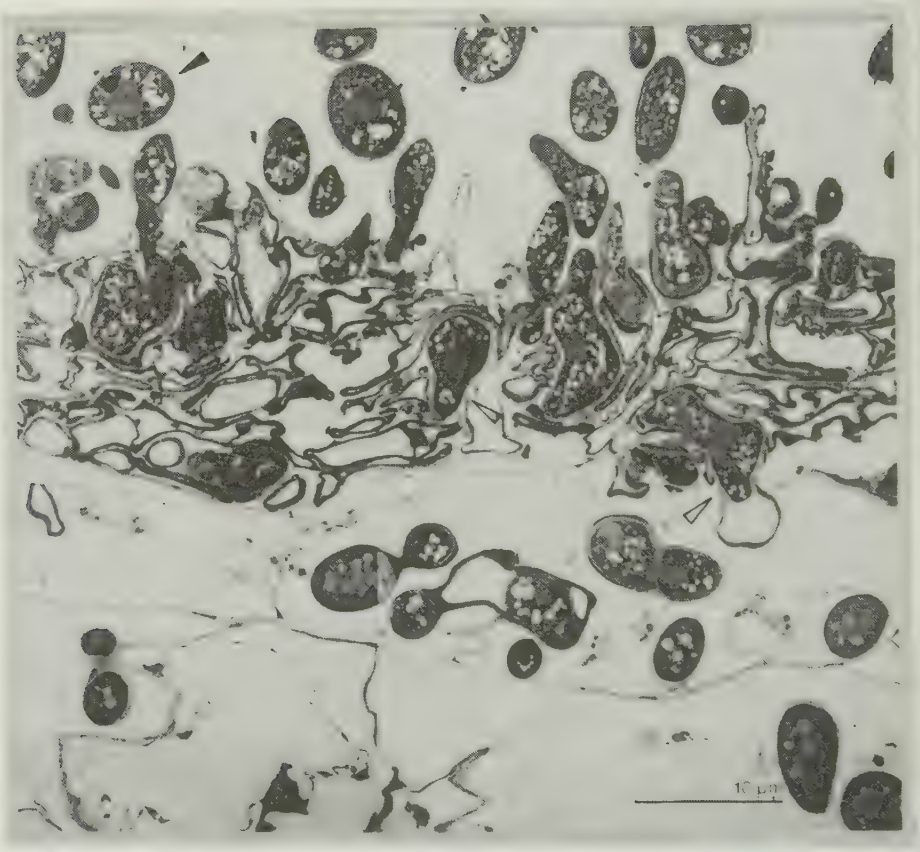


Abb. 6: Thecaphora seminis-convolvuli - Ultrastruktur der Konidienbildung. Man beachte die vorwiegend intrazellular verlaufenden Hyphen. Die äußersten Antherenwandschichten sind bereits kollabiert und von plasmaleeren, zusammengeschrumpften Hyphenresten bedeckt. Sowohl die konidiogenen Hyphen (helle Pfeile) als auch die abgegliederten Konidien (dunkler Pfeil) sind dikaryotisch.

entleerten und zum Teil schon kollabierten Hyphen (Abb. 8 b,c) werden von ihren plasmatischen Nachbarhyphen vollkommen zusammengepreßt. Zwischen die kollabierten Hyphen drängen von unten her neue plasmatische Hyphen durch, um

an der Oberfläche von Wirtsgewebe und Mycelresten neue Konidien abgliedern zu können. In der Regel sind die Konidien zweikernig (Abb. 8d). Deutlich sichtbar ist an der dargestellten Konidie ihre Abbruchstelle (Abb. 8d: Pfeil). Zum anderen zeigt die ultrastrukturelle Aufnahme, daß der eigentlichen Konidienzellwand (Abb. 8d: W1) noch eine zweite dunklere Schicht aufgelagert ist (Abb. 8d: W2). Dadurch, daß sie im Bereich der Abbruchstelle verdickt ist, wird diese makroskopisch überhaupt sichtbar. Von den ultrastrukturellen Aufnahmen ist auf eine holoblastische Entstehungsweise der Konidien zu schließen. Danach sind alle Wandschichten der konidiogenen Zelle an der Bildung der Konidien beteiligt. Das geht auch aus Aufnahme 8 hervor, die zum einen eine kurz vor der Abgliederung sich befindliche Konidie zeigt und zum anderen eine Hyphe, die die Trennungsschicht noch nicht ausgebildet hat (Pfeile).

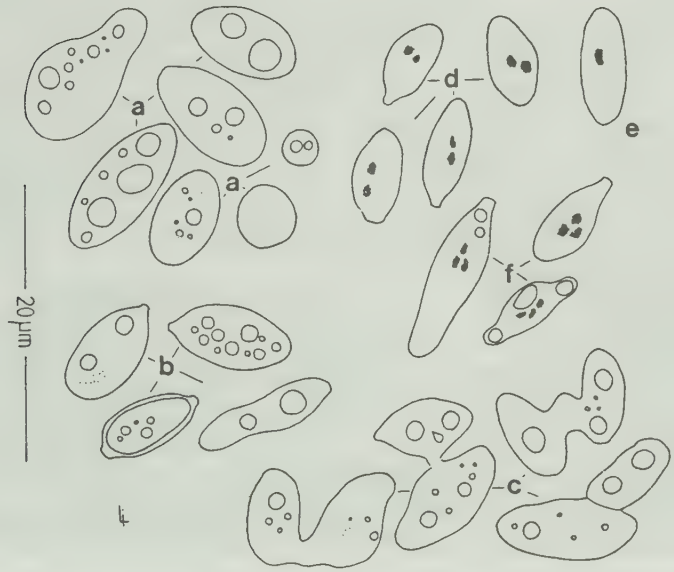


Abb. 7: Thecaphora seminis-convolvuli - Morphologie der Konidien sowie ihre Karyologie. Die einzeln vorliegenden Konidien (a) zeigen gelegentlich noch einen kleinen Absatz als ihre Abgliederungsstelle (b); selten sind sie paarweise miteinander verbunden (c); die Konidien sind vorwiegend zweikernig (d), manchmal auch ein- (e) oder dreikernig (f).

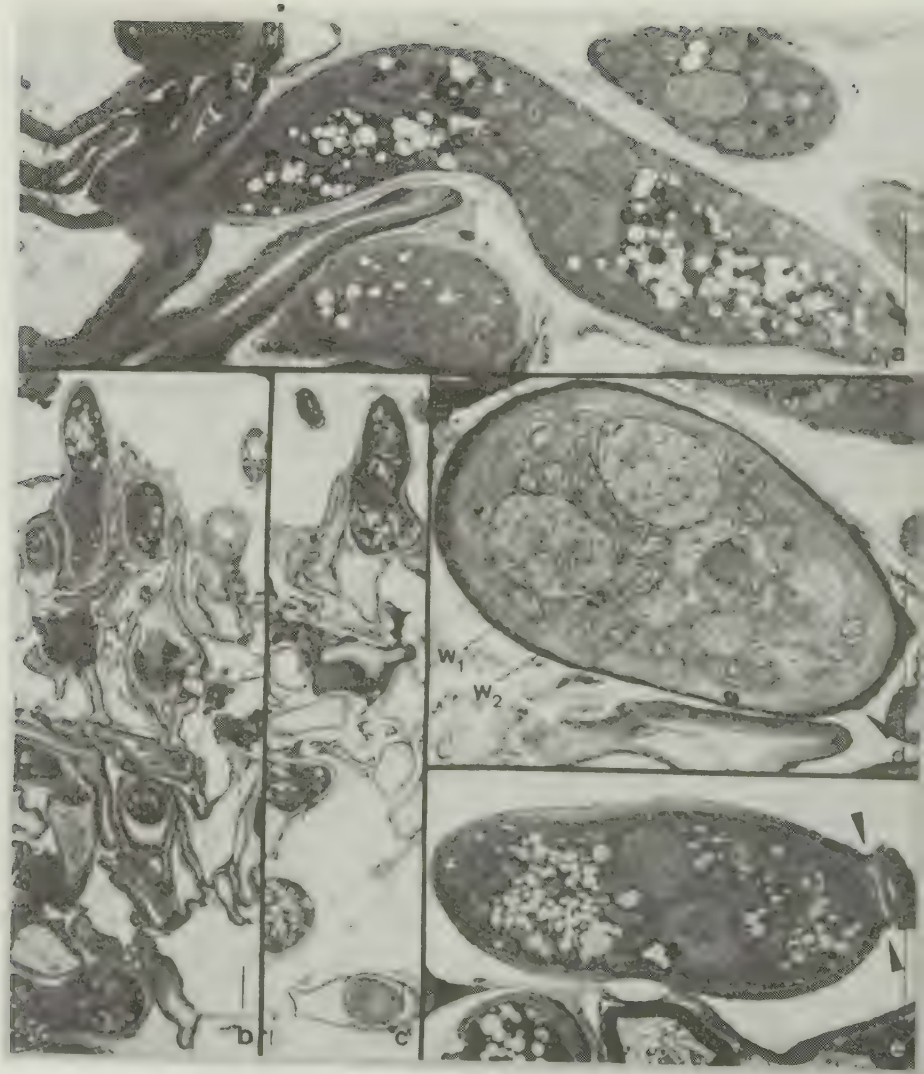


Abb. 8: Thecaphora seminis-convolvuli - Morphologie der Konidien sowie deren Karyologie. a: dikaryotische Hyphe, die nur im apikalen Bereich plasmatisch ist; b,c: die konidiogenen Hyphen sind über weite Strecken plasmaleer; d: die Zellwand der Konidien ist zweischichtig und (e) dokumentiert die holoblastische Entstehung der Konidien, wenn diese noch ihren Trägerhyphen aufsitzen.

Keimung der Konidien (Abb. 9 - Abb. 13)

Die Keimung der Konidien setzt - wie die Untersuchungen ergaben allerdings zu einem geringen Prozentsatz - bereits auf den Antheren ein. Noch auf den Hyphen sitzend oder schon abgetrennt, bilden die Konidien kurze Keimschläuche (Abb. 9a, b). Diese können apikal längliche Auswüchse erzeugen (Abb. 9c), die sich später mittels eines Septums von dem Keimschlauch abgliedern (Abb. 9d). Dieser ist damit zu einer Trägerhyphe geworden. Weitere Keimungsstadien ließen sich auf Abstrichen von den Antheren nicht entdecken.

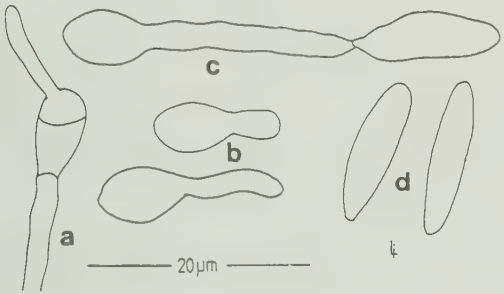


Abb. 9: Thecaphora seminis-convolvuli - Die Keimung der Konidien setzt bereits auf den Antheren ein. Es entstehen kurze Keimschläuche (a,b) und gelegentlich treten Sekundärkonidien auf (c,d).

Ungleich komplizierter gestaltet sich der Keimungsverlauf unter Laborbedingungen. Früheste Stadien auskeimender Konidien sind an einer Aufhellung der Wandschicht an einem der Pole oder an beiden zu erkennen (Abb. 10a). An dieser Stelle wird die äußere Zellwand von dem entstehenden Keimschlauch durchdrungen (vgl. Abb. 11a-c). Die Ausstülpung einer inneren Wandschicht bzw. die Ränder der starren, äußeren Zellwandlage sind lichtmikroskopisch nicht immer sichtbar. Die Länge des Keimschlauches nimmt zu und unabhängig von seiner Größe (Abb. 10b,c) wandern die Kerne der Konidie in die entstehende Hyphe ein. Diese wird - wiederum unabhängig vom fortschreitenden Wachstum - basal zunächst durch ein Septum von der sich entleerenden Konidie abgetrennt (Abb. 10d, e). Es handelt sich hierbei um die Bildung von Rückzugssepten, die das Plasma auf einen Teil des Keimschlauches konzentrieren (Abb. 10f). In der Regel wird durch die Septen der hyaline vom plasmaführenden

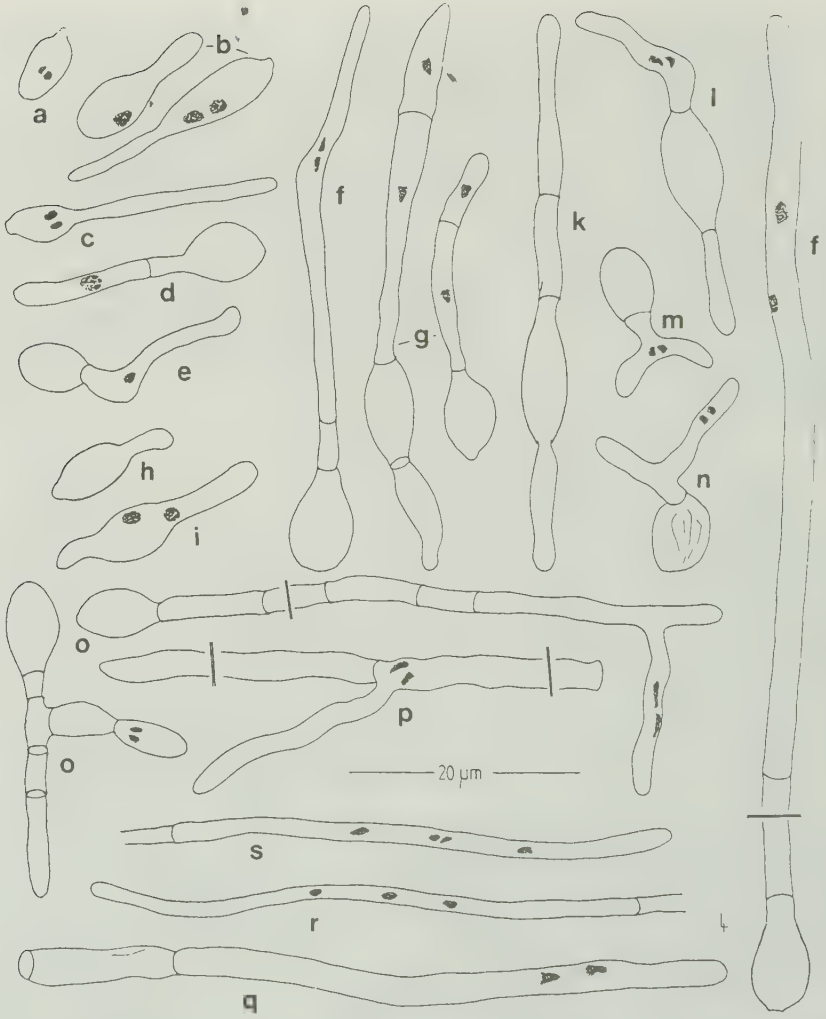


Abb. 10: Thecaphora seminis-convolvuli - Konidienkeimung unter Laborbedingungen. Die di- (a) oder monokaryotischen Konidien (b) bilden Keimschläuche (b,c), die durch Rückzugssepten von der Konidie abgetrennt werden (d-g). Auch wenn die Konidien mit zwei Hyphen auskeimen (h-l) oder eine Hyphe sich verzweigt (m-o), wird ein Dikaryon nicht getrennt. Die von den Konidien abgelösten Keimschläuche sind meist zweikernig (o-q), besitzen manchmal jedoch auch drei (r) oder vier Kerne (s).

Teil einer Hyphe abgesondert. Abb. 10g stellt jedoch ausgekeimte Konidien dar, deren plasmatischer Abschnitt durch eine Querwand unterteilt und dadurch gleichzeitig das Dikaryon getrennt wird. In vielen Fällen erfolgt die Auskeimung der Konidien gleichzeitig an beiden Polen (Abb. 10g, h). Beide Keimschläuche verlängern sich (Abb. 10i), und wie im vorher geschilderten Fall werden in den entstehenden Hyphen Septen gebildet (Abb. 10k). Bei dikaryotischen und an beiden Polen auskeimenden Konidien war in keinem Fall eine Trennung des Dikaryons zu beobachten. Beide Kerne wandern zusammen in einen der beiden Keimschläuche (Abb. 10l); dies geschieht auch dann, wenn sich eine Keimhyphe apikal verzweigt (Abb. 10m, n) und in ihrer ganzen Ausdehnung plasmatisch bleibt. Ist eine bestimmte Länge erreicht, wird das Plasma durch Rückzugssepten auf einen mehr oder weniger kleinen Raum eingegrenzt (Abb. 10o). Die primären Stadien der Keimung dürften dann abgeschlossen sein, wenn sich die entstandene Hyphe von der Konidie ablöst; dabei verbleibt an der Hyphe oft noch ein hyaliner, septierter Keimschlauchrest (Abb. 10p). Diese Hyphen, die Keimhyphen im engen Sinn, sind in aller Regel zweikernig (Abb. 10q), es treten aber durchaus solche mit drei (Abb. 10r) oder vier Kernen (Abb. 10s) auf.

Die Ultrastruktur auskeimender Konidien ist in Abb. 11 dargestellt. Bei der Keimung wird die äußere Zellwandschicht (Abb. 11a, b: W2) vom entstehenden Keimschlauch durchstoßen. Die innere Wandschicht (Abb. 11a, b: W1) der Konidie geht nahtlos in die Zellwandschicht des Keimschlauches über (Abb. 11a, b). An der Durchbruchstelle bleibt ein kragenförmiges Gebilde zurück (Abb. 11c: Pfeile). Das erste Rückzugsseptum, das während der Verlängerung des Keimschlauches gebildet wird, ist von der Durchtrittstelle des Keimschlauches durch die Konidie unterschiedlich weit entfernt. Wie Aufnahme c der Abb. 11 zeigt, kann es sogar noch in der Konidie angelegt werden. In der gleichen Aufnahme ist eine Konidie zu sehen, die an beiden Polen ausgekeimt hat. Bei der Abtrennung des Keimschlauches von der Konidie oder seinem hyalinen Teil bleibt an der jeweiligen Bruchstelle ein kleines Anhängsel zurück (Abb. 11d). An den bei der Verzweigung der Hyphen eingezogenen Septen ließen sich keine Poren nachweisen (Abb. 11e). Die Hyphenzellwand setzt sich im Septum fort und flankiert beiderseits eine helle Mittellamelle (Abb. 11e: M1). Auf Figur f dieser Abbildung wird im nachstehenden Abschnitt eingegangen.

Abb. 11: Thecaphora seminis-convolvuli - Ultrastruktur auskeimender Konidien. Die Zellwand des Keimschlauches wird vom inneren Teil der zweischichtigen Konidienwand gebildet (a,b). Erste Rückzugssepten werden oftmals noch in der Konidie angelegt (c); e: ein kleines Anhängsel befindet sich noch an der Abbruchstelle einer abgelösten Keimhyphe; d: in den Septen dieser Hyphen konnten keine Poren nachgewiesen werden; f: die nicht-benachbarten Abschnitte eines mehrzelligen Keimschlauches bilden untereinander Kopulationsbrücken aus.

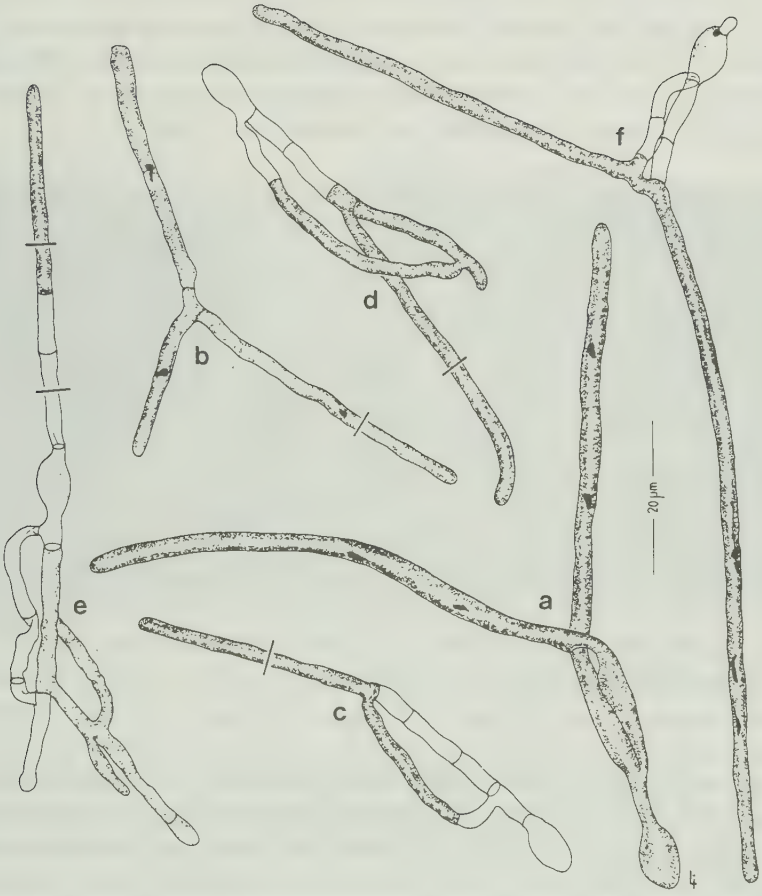


Abb. 12: Thecaphora seminis-convolvuli - Keimungsstadien der Konidien in vitro. Nicht-benachbarte Abschnitte mehrzelliger Keimschläuche treten über Kopulationsbrücken miteinander in Verbindung (a, c, d, e). In der Folge entstehen dikaryotische Hyphen. Doch kommen auch Hyphenabschnitte mit nur einem Kern (b) oder mit vier Kernen (f) vor. Ausnahmsweise befindet sich im letztgenannten Fall noch ein Kern in der bereits ausgekeimten Konidie.

Die Auskeimung der Konidien erfolgt in der Regel sehr rasch: bei Raumtemperatur treten erste Stadien (vgl. Abb. 10a, b) schon innerhalb von vier Stunden auf. Für die Kultivierung des Mycels erweisen sich Temperaturen zwischen 18 und 10 Grad Celsius am günstigsten; sogar noch bei 6 Grad Celsius ist eine relativ hohe Keimrate nachweisbar. Der angebotene Agar wird von der jungen Kultur rasch überzogen; anfangs ist das Mycel von heller, fast weißer Farbe (Abb. 13a). Mit zunehmendem Alter der Kulturen wechselt die Tönung von creme nach beige bzw. an einzelnen Stellen nach braun (Abb. 13b).

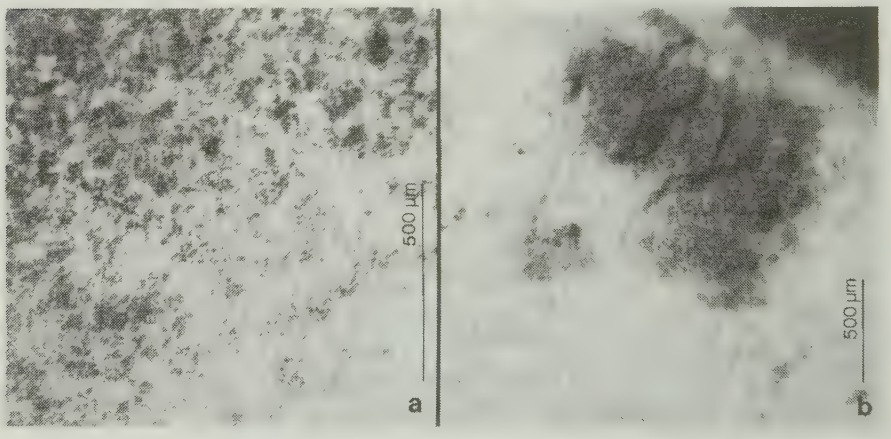


Abb. 13: Thecaphora seminis-convolvuli - Eine zwei (a) und vier (b) Wochen alte Kultur ausgekeimter Konidien auf MYP-Agar.

Die nähere Untersuchung der Kulturen ergibt folgendes: Die Keimschläuche der ausgekeimten Konidien werden mit steigender Länge septiert. Echte Septenbildung liegt bei den unter Abb. 12b dargestellten Hyphen vor, während es sich in den restlichen Fällen (Abb. 12c, d (z.T.) -f) um Rückzugssepten handelt. Die bei der Septierung entstehenden Hyphenabschnitte bilden lateral Auswüchse. Diese wachsen aufeinander zu und verschmelzen an ihren Enden zu einer Brücke (Abb. 11f, Abb. 12c, d, e). Die zwischen den an der Brückenbildung beteiligten Zellen liegenden Hyphenabschnitte können, sofern sie plasmatisch sind, ebenfalls auswachsen (Abb. 12d). Meistens sind die gebildeten Hyphen zweikernig (Abb. 12a, c, e). In Abb. 12e ist eine nach zwei Seiten ausgekeimte Konidie dargestellt. Der rechte Keimschlauch ist unverzweigt und zweikernig; der linke

dagegen ist verzweigt, vielfach septiert und weist eine typische Brückenbildung auf. Die verbindende Hyphe ist septiert und es sind in diesem Hyphenabschnitt keine Kerne nachweisbar. Im Hinblick auf die Anzahl der Kerne scheinen Abweichungen nicht allzu selten zu sein. So enthält (z. Bsp. Abb. 12f) ein an seiner Spitze gabelig verzweigter Keimschlauch in einem Ast vier Kerne, während der andere Ast sowie sein basaler Auswuchs kernlos sind.
Im Gegensatz zu anderen beobachteten Fällen besitzt hier die ausgekeimte Konidie noch einen Kern, der auch nicht in den am anderen Pol entstandenen Keimschlauch gelangen kann, da bereits ein Septum eingezogen ist.

Sekundärkonidienbildung (Abb. 14, Abb. 15)

Mit zunehmendem Alter der Kultur geht das Mycel zur Bildung einer zweiten Konidiengeneration über. Diese Konidien lassen sich morphologisch eindeutig von den Ausgangskonidien unterscheiden, weshalb in der Folge nun eine Primär- und eine Sekundärkonidiengeneration unterschieden wird.
Eine ausgekeimte Primärkonidie kann direkt am unverzweigten Keimschlauch apikal eine Sekundärkonidie abgliedern (Abb. 14a). Wie die Aufnahme zeigt, kann dabei der Keimschlauch auch lateral an den Konidien gebildet werden. In der Regel werden die Sekundärkonidien zu mehreren auf einem Absatz der konidiogenen Zelle abgeschnürt (Abb. 14b, Abb. 15). Sie sind länglich (12-25 µm) und schmal (2,5-6 µm), den beiden Polen zu verjüngt. Wie die Trägerhyphen sind die Sekundärkonidien einkernig (Abb. 14c-e). Doch sind die karyologischen Verhältnisse offenbar nicht sehr stark fixiert. Neben zweikernigen Sekundärkonidien (Abb. 14f) treten auch drei- und vierkernige auf (Abb. 14g, h). Die Trägerhyphen der Konidien enthalten auch nach der Abschnürung noch Plasma und Kerne (Abb. 14i, Abb. 15). Unter natürlichen Bedingungen werden Sekundärkonidien nur in geringem Umfange gebildet und nicht in der unter vitro beobachtbaren Weise.

Abb. 15: Thecaphora seminis-convolvuli - Sekundärkonidienbildung in vitro.

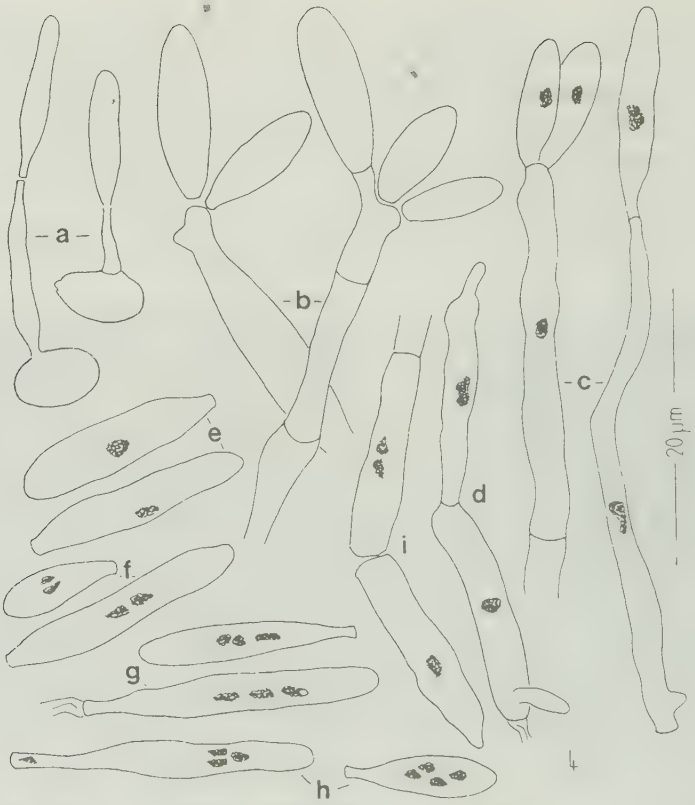


Abb. 14: Thecaphora seminis-convolvuli - Morphologie und Karyologie von Sekundärkonidien. Auskeimende Primärkonidien schnüren an der Spitze ihres Keimschlauches eine Sekundärkonidie ab (a); in der Regel entstehen diese zu mehreren an einem Absatz der Hyphe (b); sie und die Trägerhyphen bzw. deren Zellen sind einkernig (c-e). Möglicherweise stellen zwei- (f), drei- (g) oder vierkernige Sekundärkonidien (h) bereits Weiterentwicklungsstadien der überwiegend monokaryotischen Zellen dar (c, e).

Das konidienbildende Mycel in den Antheren unterscheidet sich nicht nur durch seine nahezu konstante Kernzahl von Kulturmaterial, sondern auch morphologisch. Vor der Konidienabgliederung sind die Hyphen in den Antheren dicht plasmatisch und nur wenige Abschnitte sind hyalin (Abb. 16, Abb. 17). Ein

auffälliges Differentialmerkmal ist jedoch das Auftreten schnallenähnlicher Strukturen (Abb. 16a). Sie erinnern an echte Schnallen und sehen diesen im Lichtmikroskop täuschend ähnlich. Desweiteren ist im Zentrum eine Aussparung zu sehen, die - bei echten Schnallen - dann entsteht, wenn sich eine seitlich auswachsende Hyphe zurückkrümmt und mit dem unmittelbar unterhalb der Auswuchsstelle liegenden Hyphenabschnitt verschmilzt. Die Septierung der Hyphen muß nicht immer mit der Bildung eines schnallenartigen Auswuchses einhergehen (Abb. 16b). Verzweigungen können über die verschiedensten Septierungstypen entstehen (Abb. 16c).
Untersucht man Mycel, das sich im Bereich zwischen dem Leitbündel des Konnektivs und dem Gewebestreifen befindet, der die Theken durchtrennt (Abb. 3: Pfeil), stellt man fest, daß die Hyphen sehr viel mehr Ölkörper enthalten bzw. partiell verdickt und aufgeknäuelt sind (Abb. 16d). Weitere Stadien lassen erkennen, daß es sich hierbei um Hyphen handelt, die zur Sporenbildung in den Antheren übergehen (Abb. 16e). Die hier entstehenden Sporenballen unterscheiden sich von in den Samenanlagen gebildeten Sporenballen in keinster Weise (Abb. 16f). Es fehlte ihnen jedoch zum Zeitpunkt der Beobachtung die Pigmentierung. In den lichtmikroskopischen Aufnahmen der Abb. 17 sind junge sporenbildende Hyphen in den Antheren zu erkennen (Abb. 17a, b), die schließlich Sporenballen bilden (Abb. 17c). Daß dieses sporenbildende Mycel tatsächlich den Antheren und nicht dem Fruchtknoten entnommen ist, belegt Aufnahme b (Abb. 17): Am oberen linken Bildrand sind noch Faserzellen der Antherenwand sichtbar. Ein ca. 1 µm dicker Semidünnschnitt durch eine Anthere läßt in den entsprechenden Bereichen junge Sporenballenanlagen erkennen (Abb. 18a). Ausdifferenzierte Sporenballen sind in Abb. 17c dargestellt.

Die ausgekeimten Primärkonidien lassen sich bei 10 bis 18 Grad Celsius leicht kultivieren. Die an der Oberfläche oder am Rande des Mycels gebildeten Sekundärkonidien sorgen für eine rasche Ausbreitung des Pilzes auf den Agarplatten. Diese Kulturen dienten als Ausgangsmaterial für die Sporenbildungsversuche. Bei den Versuchsansätzen spielte folgende Überlegung eine Rolle: das Mycel in den Samenanlagen wächst unter diffusem Licht und hat mit zunehmender Ausbreitung einen stetig enger werdenden Raum zur Verfügung. Daher wurde das auf den

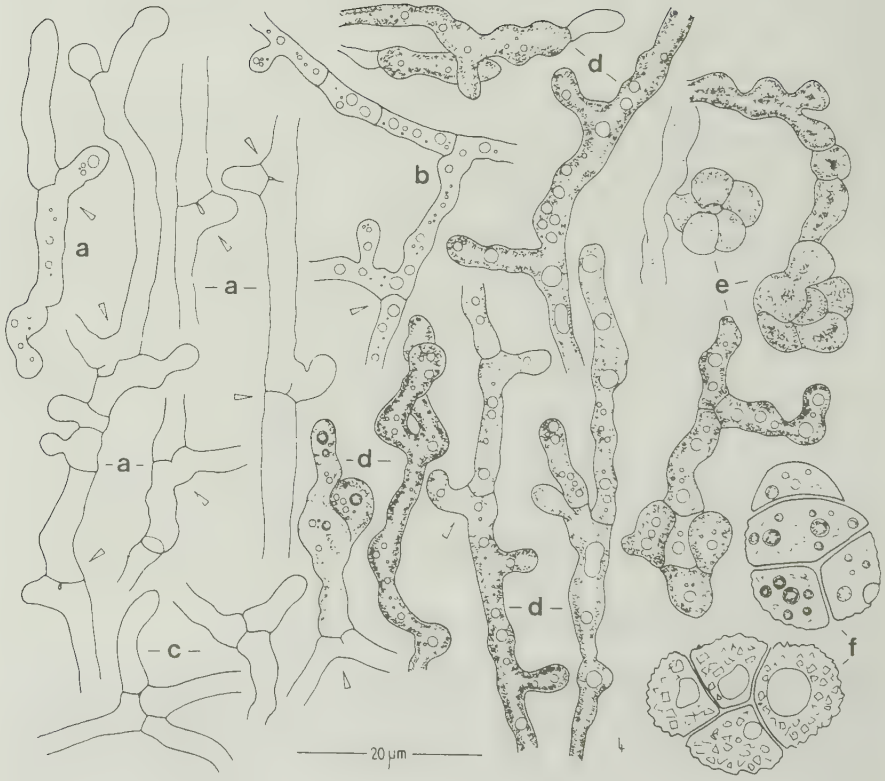


Abb. 16: Thecaphora seminis-convolvuli - Morphologie der Hyphen in den Antheren (a-c); diese Hyphen gehen in den Antheren zur Sporenbildung über (d,e) und erzeugen dort zumindest morphologisch reife Sporenballen. Weder die Hyphen noch die Sporenballen unterscheiden sich von den im Fruchtknoten gebildeten. Die Pfeile deuten auf Pseudoschnallen hin.

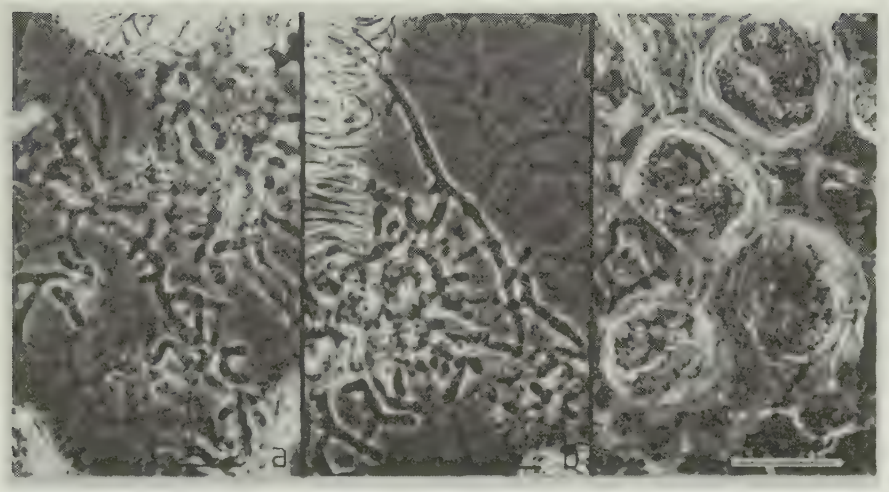


Abb. 17: Thecaphora seminis-convolvuli - Lichtmikroskopische Aufnahmen von sporenbildendem Mycel in den Antheren (a); Aufnahme b zeigt noch einen Teil der Faserschicht und Aufnahme c morphologisch reife Sporenballen, die aber noch unpigmentiert sind. (Länge des Meßstriches = 40 µm).

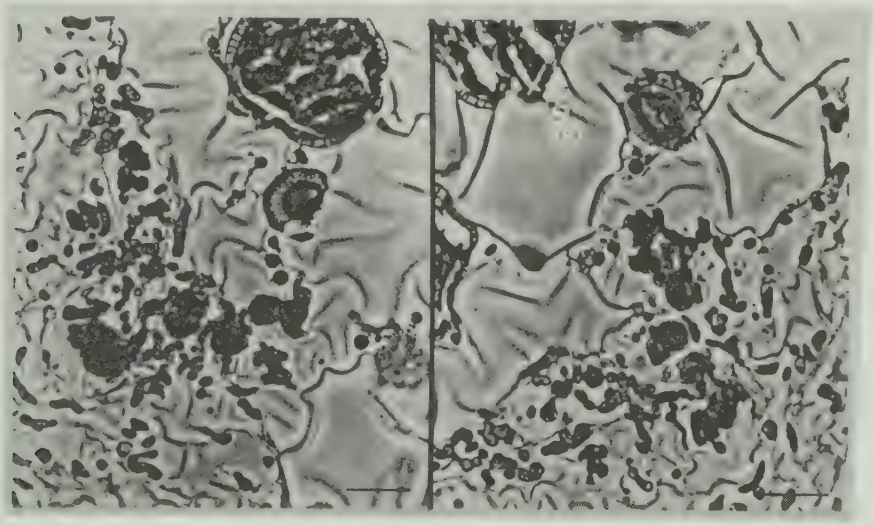


Abb. 18 Thecaphora seminis-convolvuli - Semidünnschnitt durch eine Anthere mit sporenbildendem Mycel bzw. Sporenballenanlagen. Am oberen Bildrand sind Pollenkörner zu sehen. (Länge des Meßstriches = 40 µm).

Platten gewachsene Mycel mit Agarstücken abgedeckt und jede Petrischale mit Alufolie umwickelt. Nach geraumer Zeit war eine Verfärbung des angeimpften Materials sichtbar. Eine Kontrolle ergab, daß das Mycel in vitro zur Sporenbildung übergegangen war. Die angewandte Methode des Abdeckens und Abdunkelns erwies sich später insofern als überflüssig, als angesetzte Kulturen auch ohne spezielle Behandlung zur Sporenbildung gelangten. Dies war dann der Fall, wenn das Mycel sich auch vertikal stark ausgebreitet hatte und dadurch ein Druck auf die unmittelbar dem Agar aufliegenden Hyphen ausgeübt wurde. Unbehandelte Kulturen gingen im Gegensatz zu behandelten nicht so schnell zur Sporenbildung über. Da die Sporenbildung in vitro in gleicher Weise abläuft wie unter natürlichen Bedingungen, soll dieser Punkt später abgehandelt werden.

TEM-Aufnahmen zeigen, daß das sporenbildende Mycel in den Antheren dikaryotisch ist (Abb. 19a). Die Hyphen enthalten sehr viele Mitochondrien und Ölkörper (z. B. Abb. 19a, c).
Die Hyphenquerwände werden irisblendenartig eingezogen (Abb. 19c) und weisen den für Septen typischen feinstrukturellen Bau auf. Eine schmale Mittellamelle (Abb. 19b, c: Ml) wird von zwei Schichten begrenzt, die sich beidseits in den inneren Partien der seitlichen Hyphenwand fortsetzen. Gelegentlich weisen die Septen zentral eine Aufwölbung aller Schichten auf (Abb. 19c). Der Verlauf der Mittellamelle läßt vermuten, daß dies durch das nicht exakte Zusammentreffen der aufeinanderstoßenden (Abb. 19b) Hyphenquerwände zustande kommt (Abb. 19c).
Als auffällig im LM und TEM erwiesen sich die Pseudoschnallen (Abb. 19d-h). Im Gegensatz zu echten Schnallen legt sich hier ein seitlicher Auswuchs nur an die Hyphenwand an und wird später durch ein Septum abgetrennt. Jedenfalls dürfte die sich eben aufwölbende Septenschicht (Abb. 19d: Pfeil) dahingehend interpretiert werden. Weiter fortgeschrittene Stadien bestätigen diese Annahme oder machen sie zumindest wahrscheinlich (Abb. 19e-h). Vermutlich entstehen die Querwandkreuze von drei aufeinanderstoßenden Septen (Abb. 19g, h) auf die gleiche Weise. Aufnahme f (Abb. 19) belegt für diesen Fall eindeutig, daß das dritte (?) Septum nicht neu entsteht, sondern durch Weiterwachsen eines der bereits vorhandenen gebildet wird (Verlauf der Mittellamelle: Pfeile). Nicht erklären läßt sich, warum das in der unteren Bildhälfte sich befindliche Septum (Abb. 19h: Pfeil) doppelt so stark wie die beiden anderen ist. Das nahezu senkrecht auf den bereits vorhandenen stehende Septum, das an verschiedenen Stellen immer wieder auftaucht, wird in einigen Fällen auch irisblendenartig

eingezogen (Abb. 19i, k: Pfeile). Ein Beispiel macht deutlich (Abb. 19k), daß eben durch dieses Septum ein sich vermutlich im Apikalbereich der Hyphe befindliches Dikaryon vom rükwärtigen Hyphenabschnitt getrennt wird. Unterbleibt die Bildung des zusätzlichen Septums, werden die im Lichtmikroskop als schnallenartige Strukturen angesprochenen Pseudoschnallen erkennbar (Abb. 191, m). Das an den Pseudoschnallen beteiligte einzige Septum weist dabei durchgehend zentral in seinem Verlauf eine Unregelmäßigkeit auf (Abb. 191, m: Pfeile), die bei echten Schnallen dem Schnallenloch entsprechen würde. Dieses entsteht dort dann, wenn sich ein seitlicher Hyphenast zurückkrümmt und wieder mit der Hyphe verschmilzt, von der er seinen Ausgang genommen hat.

Septenporus (Abb. 20)

Ein Septenporus konnte bei dieser Art auch in Serienschnitten nicht exakt nachgewiesen werden. Die Querwände sind in den meisten Fällen durchgehend: Eine Mittellamelle wird von zwei Schichten flankiert, die sich in der inneren, seitlichen Hyphenwand fortsetzen (Abb. 20a). Die Existenz eines Porus kann aufgrund von Abbildungen wie 20 b-d lediglich vermutet werden. Dieser dürfte aber sehr klein sein. Aufnahmen b und c der Abb. 20 zeigen dieselbe Hyphe bei unterschiedlicher Vergrößerung. Über eine deutlich dunkle Stelle in den Septenschichten wird ein durchgehendes Plasmalemma sichtbar; desgleichen weist die Mittellamelle keinerlei Unterbrechung auf.

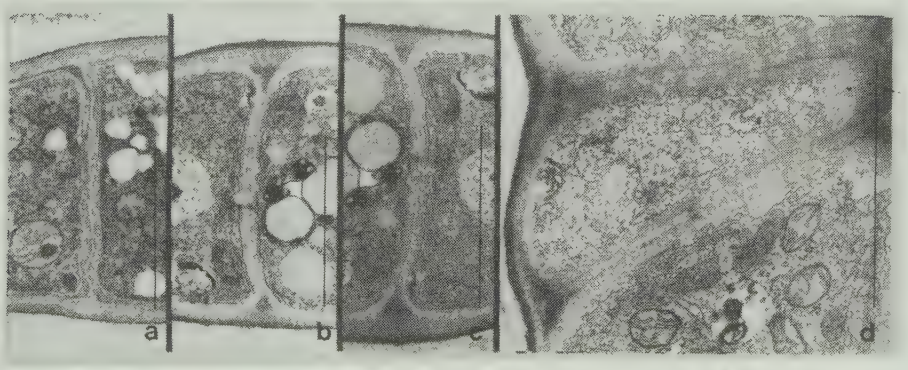


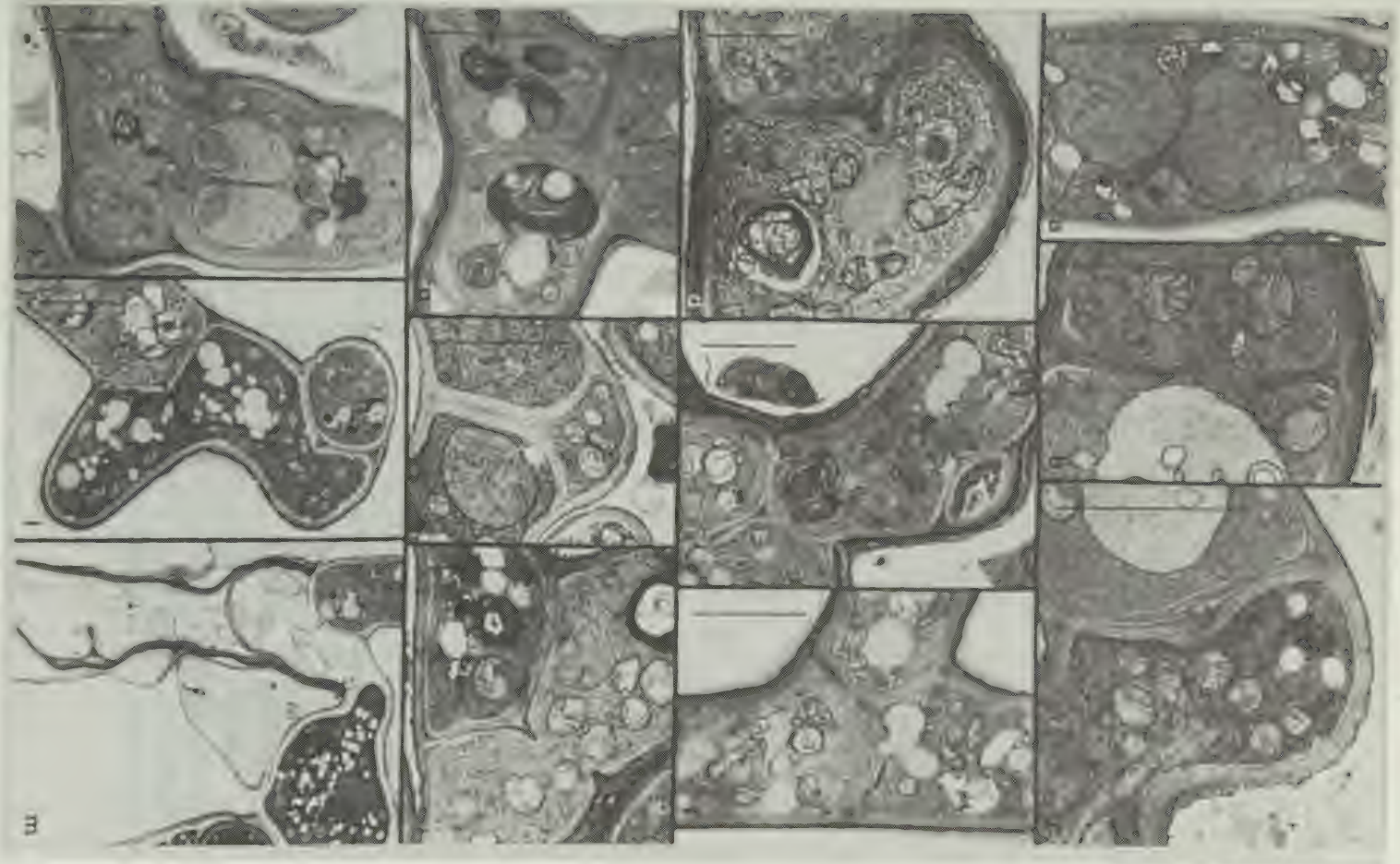
Abb. 20: Thecaphora seminis-convolvuli - Septenporus? In der Regel sind die Hyphenquerwände durchgehend (a); die Existenz eines Porus kann nur erahnt werden (b-d): das Plasmalemma überzieht den "Poruskanal".

Möglicher Infektionsweg von den Antheren (Nebenfruchtform) zum Fruchtknoten (Hauptfruchtform)

Die Sporengeneration von Thecaphora seminis-convolvuli ist im Fruchtknoten lokalisiert, die Nebenfruchtform dagegen im Antherenbereich. Es stellt sich daher die Frage, in welchem Ausmaß Filamente und Kronröhrenwand von Mycel durchdrungen sind und als Infektionsweg von den Antheren in Richtung Fruchtknoten dienen. Um sie einigermaßen befriedigend beantworten zu können, wurden Semidünnschnitte quer durch verschiedene Ebenen der betroffenen Blütenteile hergestellt und ausgewertet (Abb. 21).

Der schematisch dargestellte Längsschnitt durch eine Blüte von Convolvulus arvensis soll zur Orientierung dienen, in welcher Ebene die verschiedenen Schnitte gelegt wurden (Abb. 21). Ein im Bereich der Anthere und des Konnektivs gelegter Schnitt (Ebene 3) läßt erkennen (vgl. dazu auch Abb. 3), daß die Epidermis der Antherenwand am stärksten befallen ist und verstärkt Mycel im Bereich des Konnektiv-Leitbündels auftritt. Das Leitbündel selbst ist ebenfalls infiziert. In den Pollensäcken sind normal ausgebildete, reife Pollenkörner anzutreffen. Bei dem durch Ebene 4 gelegten Schnitt werden beide Theken und das nicht mehr mit den Staubbeuteln zusammenhängende Filament quer getroffen. Die Antheren sind im gleichen Maße wie im höher liegenden Schnitt befal-

Abb. 19: Thecaphora seminis-convolvuli - Ultrastruktur der Hyphen. Diese sind dikaryotisch (a) und ihre Septen entstehen normalerweise irisblendenartig (b); vermutlich dadurch bedingt, weisen sie zentral oft eine Aufwölbung von Mittellamelle und angrenzenden Wandschichten auf (c); d-m: Darstellung von Pseudoschnallen - durch Bildung eines zusätzlichen Septums, das in einem stumpfen Winkel auf einem bereits vorhandenen zu stehen kommt (d, e, f, i), entstehen Querwandkreuze (g, h). Die Art und Weise der Entstehung scheint dabei verschieden zu sein. Durch dieses Septum wird in einem Fall ein Dikaryon vom rückwärtigen Hyphenabschnitt getrennt (k); unterbleibt die Bildung des Septums, hat man die bereits im LM ansprechbaren Pseudoschnallen vor Augen (l, m); deren Septum weist zentral stets eine Aussparung auf (d, f, k, l, m).



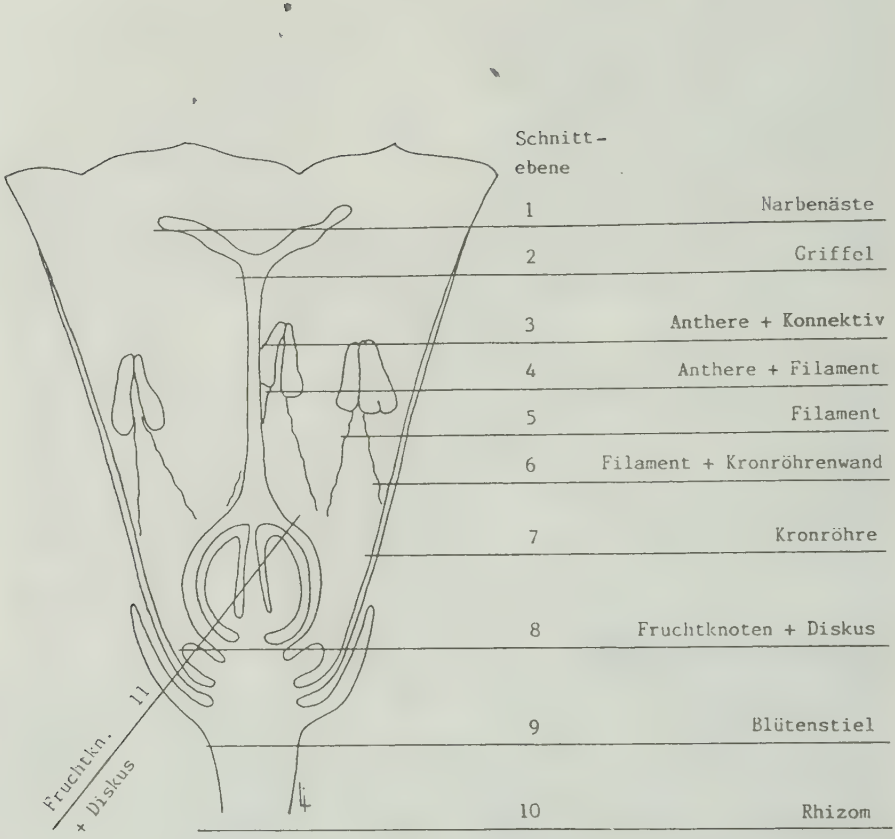


Abb. 21: Thecaphora seminis-convolvuli - Schematischer Längsschnitt durch eine Blüte von Convolvulus arvensis; anhand der einzelnen Schnittebenen sollte untersucht werden, in welchen Abschnitten sich am meisten Mycel ausgebreitet hat. Der Diskusbereich ist der besseren Übersicht wegen auseinandergezogen.

len. In den äußeren Zellagen des Filamentes tritt verstärkt Mycel auf, während der zentrale Bereich fast frei davon ist. Bedeutend weniger Hyphen sind im weiter basalwärts gelegenen Bereich des Staubfadens nachweisbar (Ebene 5). In Schnitten, die durch Filament und Kronwöhrenwand bzw. dort gelegt werden, wo beide miteinander verschmelzen, ist in Richtung Basis immer weniger Mycel und

zwar ausschließlich im Filamentbereich nachweisbar. Die Kronröhre ist unbefallen (Ebenen 6 und 7). Die durch Fruchtknoten und Diskus geführten Schnitte belegen, daß der Diskus sowie die die Samenfächer trennende zentrale Säule infiziert sind. Die junge Samenanlage war in diesem Fall mycelfrei. Dies könnte entweder darauf zurückzuführen sein, daß die Infektion noch nicht weit genug fortgeschritten ist oder es wurde zufällig eine Samenanlage getroffen, die unbefallen ist. Von den vier bis fünf reifen Samen - oft wurden nur drei gezählt; laut HEGI (V(3):2088) soll der Fruchtansatz in Mitteleuropa stets geringer sein als anderswo - einer Kapsel sind nur selten alle infiziert. Im Blütenstiel (Ebene 9) sind sowohl außerhalb als auch innerhalb des Leitbündelringes Hyphen aufzufinden. Das Gewebe der Narbenäste (Ebene 1) scheint nicht befallen zu sein. Die Konidien liegen der welligen Epidermis nur auf. Ähnlich sind die Verhältnisse im Griffelbereich (Ebene 2). Auch hier dringen die Konidien nicht in das Gewebe ein. Das Rhizom von Convolvulus arvensis - an verschiedenen Stellen zum Zeitpunkt der Blüte untersucht - ist nur sporadisch von Hyphen durchdrungen.

2. Die Hauptfruchtform bzw. Sporengeneration

Sporenbildung - in vivo und in vitro (Abb. 22 - 24)

Über den Diskusbereich und die zentrale Säule im Fruchtknoten gelangt das Mycel in die jungen Samenanlagen. Die Hyphen sind prall mit Cytoplasma gefüllt und enthalten sehr viele Ölkörper (Abb. 23a, Abb. 25a). Gelegentlich sind sie durch Anastomosen miteinander verbunden (Abb. 24a, Abb. 25a). Kernfärbungen ergaben, daß das Mycel meistens zweikernig (Abb. 24b, Abb. 23b) und nur gelegentlich einkernig ist (Abb. 24c). Daß im letztgenannten Fall der Kern größer erscheint, muß nicht mit der Chromosomenzahl zusammenhängen. Abb. 24d zeigt eine sporenbildende, apikal angeschwollene Hyphe, bei der das im apikalen Bereich sich befindliche Plasma vom restlichen Inhalt deutlich abgegrenzt ist, ohne daß bereits ein mikroskopisch sichtbares Septum eingezogen worden wäre. Die nächstfolgenden Stadien der Sporenbildung sind durch partiell angeschwollene Hyphen gekennzeichnet (Abb. 24e), an denen sich allmählich mehr oder weniger zahlreiche Auswüchse bilden (Abb. 24f). Diese meist kurz bleibenden Sei-

tenhyphen krümmen sich zurück oder/und winden sich um die eigene Achse (Abb. 24g). Das angeschwollene, viele Ölkörper enthaltende Mycel bildet letztlich unterschiedlich große, in sich geschlossene Einheiten (Abb. 24h). An offensichtlich präformierten Stellen können sich die Hyphenabschnitte sehr leicht voneinander trennen (vgl. auch Abb. 23a, c, d: Pfeile). Das Stadium der Verknäuelung ist gut an den unter Laborbedingungen zur Sporenbildung übergehenden Hyphen zu verfolgen (Abb. 22b, c). Da das frisch dem Fruchtknoten entnommene Mycel bei der Präparation gequetscht werden muß, wird die natürliche Lage der Hyphen zueinander mehr oder weniger leicht verändert. Dieser Unschärfe-Faktor entfällt bei dem auf Agar gewachsenen Untersuchungsmaterial.

Sporenbildung in vitro (Abb. 22, Abb. 23, Abb. 24)

Bei dem in vitro zur Sporenbildung übergehenden Mycel fällt auf, daß die zurückgekrümmten Hyphenenden oder der zwischen zwei eng benachbarten Hyphen liegende Bereich mit einer homogenen, leicht gelatinös wirkenden Masse ausgefüllt ist (Abb. 24i:hS). Aus TEM-Aufnahmen (Abb. 23h) wird ersichtlich, daß es sich hierbei um eine dickere, aus parallelen Lagen aufgebaute zusätzliche Zellwandschichtung handelt. Die Verdickung der Zellwand setzt - wie schon aus Abb. 23h ersichtlich - auch an denjenigen seitlichen Hyphenwänden ein, die nicht in Kontakt mit einer anderen Hyphe stehen (Abb. 24k). Eine Aufsicht auf diese Hyphen vermittelt den Eindruck, als sei die Zellwand teilweise gelatinös geworden (Abb. 24l). Es ist bemerkenswert, daß die zusätzlichen Zellwandauflagerungen nicht bei Mycel auftreten, das im Wirtsgewebe zur Sporenbildung übergegangen ist. Durch die Anschwellung der Hyphen und die Zellwandverdickung entstehen Knäuel bis zu 25 µm Durchmesser. Es ließ sich nicht eindeutig feststellen, ob aus einem solchen Komplex mehrere Sporenballen entstehen (Abb. 24m). Die zu Beginn der Sporenbildung auftretenden großen Ölkörper zerteilen sich allmählich in viele kleine Öltröpfchen; gleichzeitig beginnen sich die Konturen der entstehenden Sporenballen herauszuschälen. Die Abgrenzung der einzelnen Sporen innerhalb eines Sporenballens ist anfangs nur anhand von Plasmagrenzen erkennbar und noch nicht eine durch Septen festgelegte. Nach und nach werden Warzen (Abb. 24p) und der Keimporus erkennbar (Abb. 24o). Der junge Sporenballen ist in diesem Stadium noch von einer hellen, stark reflektierenden Schicht umgeben (Abb. 24o -q), die bei den völlig reifen, pigmentierten Sporenballen gänzlich verschwindet (Abb. 24r).

Anhand der TEM-Aufnahmen sei nochmals auf die hohe Anzahl der ÖlkÖrper in sporenbildenden Hyphen (Abb. 23a -h), auf das Dikaryon (Abb. 23b, e) und die bei der Sporenbildung auftretende Wandverdickung (Abb. 23h) hingewiesen. Es wurde erwähnt, daß die Hyphen an präformierten Stellen abbrechen können. Durch zwei, lediglich feinstrukturell feststellbare Eigenheiten wird dies ermöglicht. Vor allem im Septenbereich kann die äußere Zellwandschicht offensichtlich leicht aufbrechen (Abb. 23a, c, d: ausgefüllte Pfeile). Ihre Ränder bilden an der Hyphenseitenwand einen kleinen Kragen. Im Septenbereich selbst trennen sich die aneinanderstoßenden Hyphen entlang der hellen Mittelschicht (Abb. 23c, d: heller Pfeil), die in allen anderen Septen ebenfalls ausgebildet wird (vgl. Abb. 19). Aufnahme e zeigt eine junge Sporenballeninitiale, in die einer der Dikaryenkerne bereits eingewandert ist.

Kragenbildung als Ausdruck für eine enteroblastische Entstehung von Strukturen ist bei Thecaphora sem.-conv. an verschiedenen Stellen der Ontogenie realisiert: bei der Keimung der Konidien (Die Konidie selbst wird holoblastisch abgegliedert) und der Entstehung von lateralen Auswüchsen an Hyphen (Abb. 23f, g). Bei dieser Art einer Abgliederung wird die jeweils äußere Zellwandschicht der Stammhyphe durchbrochen (Abb. 23f: W2), die in einem späteren Stadium als Kragen erscheint (Abb. 23g: Pfeile).

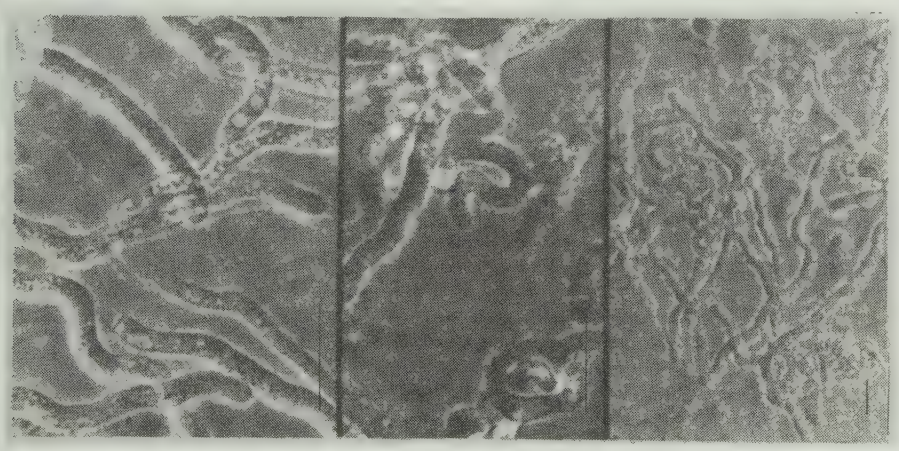


Abb. 22: Thecaphora seminis-convolvuli - Lichtmikroskopische Aufnahmen von Mycel, das in vitro zur Sporenbildung übergeht. Die Hyphen knäueln sich dabei stark auf. (Länge des Meßstriches = 20 µm).

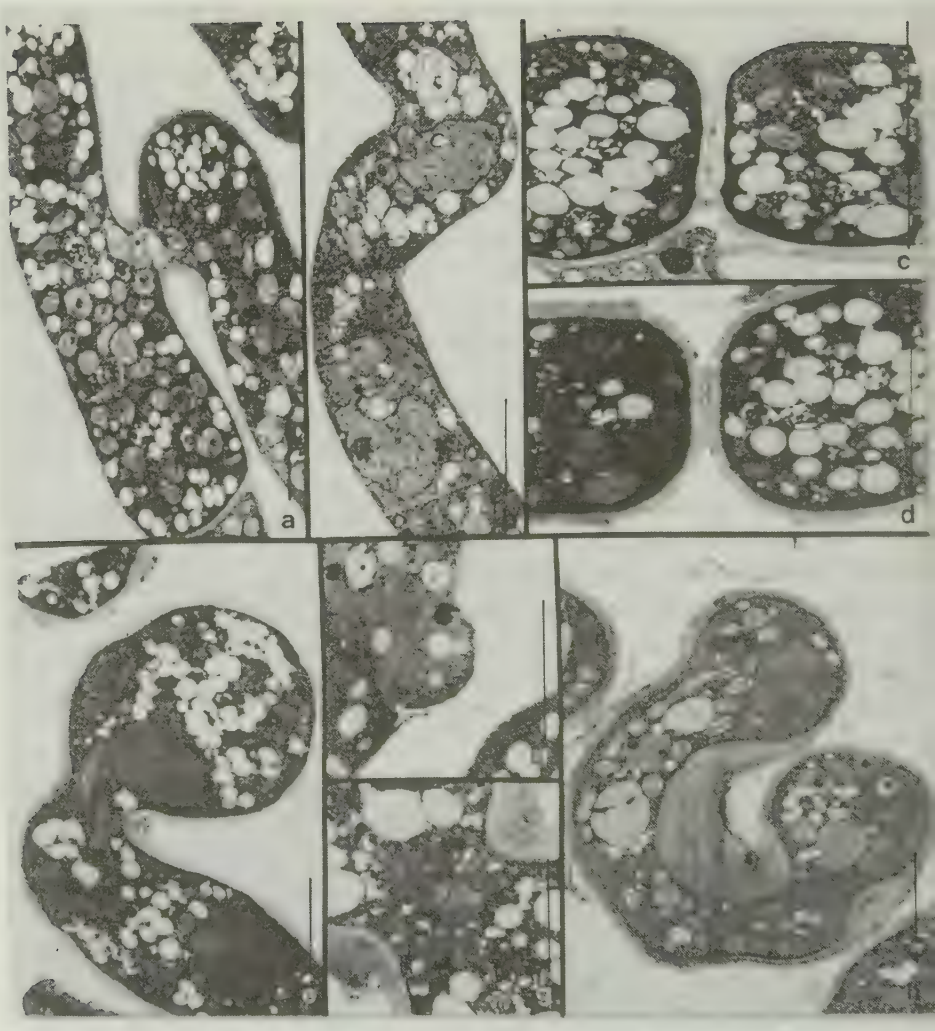


Abb. 23: Thecaphora seminis-convolvuli - Ultrastruktur der in vitro zur Sporenbildung übergehenden Hyphen. Sie zeigen gelegentlich Anastomosenbildung (a) und sind überwiegend dikaryotisch (b). Die Hyphen brechen an präformierten Stellen ab (c, d: große Pfeile). Die ehemals verbindende äußere Zellwand bleibt als Kragen erhalten (c, d: kleine Pfeile); e: junge Sporenballenanlage, in die einer der beiden Kerne eingewandert ist. Seitliche Hyphenauswüchse entstehen enteroblastisch (f, g), d.h. ihre Zellwand setzt sich nur in den inneren Schichten der Hyphenwand fort; h: ein junges Stadium der Sporenballenbildung. Die Zellwand ist partienweise stark verdickt (Pfeile).

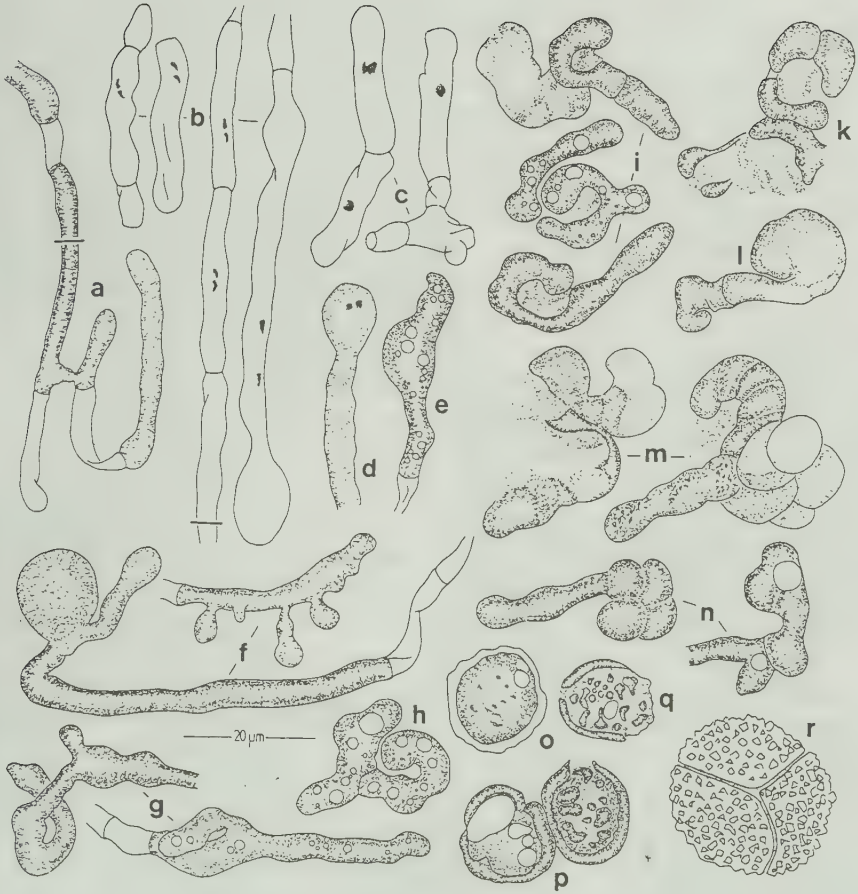
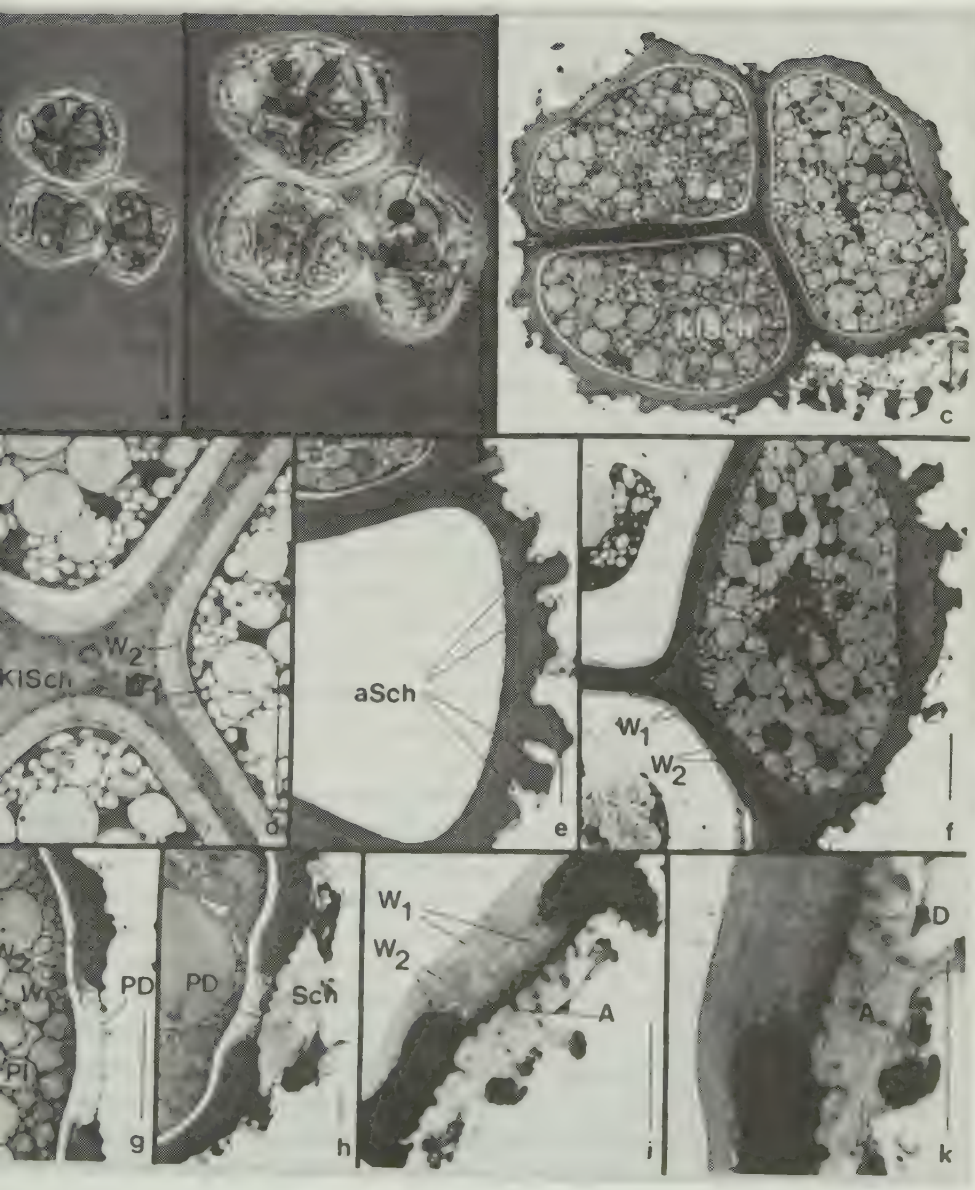


Abb. 24: Thecaphora seminis-convolvuli - Ablauf der Sporenbildung in vivo und in vitro. Nähere Erklärung dazu siehe Text.

Morphologie der Sporenballen (Abb. 25)

Die Sporenballen von Thecaphora sem.-conv. werden passiv bei der Verrottung der Samenkapsel von Convolvulus arvensis freigesetzt. Ihre Farbe ist rötlichbraun bis hellbraun. Ein Sporenballen erreicht bis zu 50 um in der Länge und 25 um in der Breite. Er ist aus mindestens zwei und maximal 15 Sporen zusammengesetzt (Abb. 25a, b). Die Einzelsporen werden durch eine homogene klebrige Schicht zusammengehalten (Abb. 25c, d: KlSch). An den Fugen wird erkennbar, daß diese Schicht zumindest im Zustand der Sporenreife eigenständig ist; sie setzt sich in keiner der Sporenwandschichten fort. Die Wand der Sporen ist aus zwei Schichten aufgebaut (Abb. 25d). Auf das Plasmalemma (Abb. 25d: Pl) folgt eine schmale Schicht (Abb. 25d: W1), die wiederum aus mehreren parallelen Lagen zu bestehen scheint; sie entspricht dem Endospor. Eine verhältnismäßig breite, einheitliche Schicht (Abb. 25d: W2) - dem Exospor entsprechend - bildet den Abschluß der Sporenwand. Sie ist auch für die Bildung der Warzen (Abb. 25e) und für die Pigmentierung des Sporenballens verantwortlich. Auf die warzige Schicht bzw. zwischen die Warzen ist oft noch eine helle Schicht aufgelagert (Abb. 25e: aSch). Des öfteren sind leere Sporen anzutreffen, ohne daß Verletzungen erkennbar wären, durch die das Cytoplasma hätte austreten können (Abb. 25e, f). Schnitte, die durch einen unversehrten Keimporus geführt wurden, belegen, daß es sich hierbei auch nicht um bereits ausgekeimte Sporen handeln kann (Abb. 25i, k). Der Keimporus von Thec. sem.-conv. (Abb. 25, Abb. 28) wird von beiden Sporenwandschichten gebildet (Abb. 25g -k). Die kompakte äußere Schicht (Abb. 25g, i: W2) verjüngt sich abrupt zu einer dünnen gefalteten Deckschicht (Abb. 25g -k: PD), die den gesamten Porus überzieht. Der unmittelbar unterhalb der Deckschicht liegende Bereich wird von der inneren Sporenwandschicht (Abb 25g, i: W1) aufgefüllt. Kleine dunkle Einsprengsel

Abb. 25: Thecaphora seminis-convolvuli - Morphologie der Sporenballen im Lichtmikroskop (a-b); deutlich sichtbar ist der Keimporus. Die einzelnen Sporen werden durch eine eigenständige Klebeschicht zusammengehalten (c-d: KlSch) , die vermutlich auch den Warzen zwischengelagert ist (e: aSch); die Sporenwand besteht aus zwei Schichten (d, f, g: W1, W2); der Keimporus wird von einer schmalen Deckschicht (g-k: PD) überzogen, die sich in der äußeren Sporenwandschicht (W2) fortsetzt und über dem Porus aufgefaltet ist (i, k: A); die W2-Schicht ist hier stark verbreitert; der Keimporus kann zusätzlich mit einer amorphen Schicht abgedeckt sein (h: Sch).


KlSch
c
W2
W1
KlSch
d
aSch
e
W1
W2
f
W
PD
g
PD
Sch
h
W1
W2
A
i
D
A
k

lassen die ehemalige Dicke der äußeren Wandschicht erkennen. Der Keimporus ist oft zusätzlich durch einen Pfropf verschlossen (Abb. 25h: Sch, i, k).

Keimung der Sporen (Abb. 26, Abb. 27)

Keimungsfähig sind sowohl die frisch geernteten als auch überwinterte Sporen von Thecphora sem.-conv. Am günstigsten erwiesen sich Temperaturen zwischen 10 und 18 Grad Celsius. Bei niedrigen Temperaturen tritt die Keimung verzögert und nur unter Bildung von einfachen Keimschläuchen ein. Die Zusammmensetzung der Medien hat offenbar keinen Einfluß auf die Art der Keimung, unabhängig davon, ob Fest- oder Flüssigmedien verwendet werden. Die Inkubation erfolgte in Temperaturschränken mit einem Hell-Dunkel-Rhythmus von jeweils zwölf Stunden.

Die ersten Keimstadien treten ca. sechs Tage nach Aussaat der Sporenballen auf. Das Promycel (Abb. 26a) tritt als zunächst kurzer, dicht mit Plasma gefüllter Schlauch in Erscheinung. Auffallend ist die unmittelbar an die Sporenoberfläche grenzende, kugelig angeschwollene Partie (Abb. 26a, b, c, f: Pfeil). Mit der Wanderung des Cytoplasmas in den apikalen Bereich des Promycels geht diese Anschwellung zurück; bei der Bildung erster Rückzugssepten ist sie manchmal kaum noch erkennbar (Abb. 26f), in manchen Fällen auch völlig verschwunden (Abb. 26e, g). Der basale Hyphenteil wird dadurch stielartig verschmälert (Abb. 26e, g). Die Einwanderung der Kerne in den Keimschlauch scheint nicht von dessen Länge abhängig zu sein. So sind bei vergleichbarer Länge in den Promycelien nicht immer Kerne nachweisbar (vgl. Abb. 26b, c, d). In relativ langen, jedoch noch unseptierten Promycelien sind zwei oder vier Kerne vorhanden (Abb. 26c, d). Die gleichen karyologischen Verhältnisse weisen Keimschläuche auf, die durch Bildung von Rückzugssepten in einen hyalinen, mehrfach septierten, basalen sowie in einen plasmatischen, unseptierten, apikalen Bereich unterteilt sind (Abb. 26e, f). Auch dort sind zwei oder vier Kerne vorhanden. Der rückwärtige, septierte Abschnitt des Keimschlauches kann sehr lang werden (Abb. 26g). Das Plasma mit den Kernen bleibt dabei nicht immer auf die Spitze beschränkt. Nach und nach setzt die Septierung des plasmatischen Bereiches ein. Da die Hyphen ständig weiterwachsen, wechseln hyaline und cytoplasmatische Zellen unregelmäßig miteinander ab (Abb. 26h). In der Regel enthalten die plasmaführenden Zellen einen Kern und können lateral mit Hyphen auswachsen. Die Wachstumsrichtung dieser Hyphen scheint streng determi-

niert zu sein: treiben sie, von der Spore aus gesehen, unterhalb eines Septums aus, dann wachsen sie in Richtung Keimschlauchspitze; ihre Orientierung ist genau entgegengekehrt, wenn sie oberhalb eines Septums gebildet werden. Die lateral entstandenen Hyphen nehmen das Plasma ihrer Bildungszelle ganz auf und führen es beim einsetzenden Wachstum stets an der Spitze mit. Wie Abb. 26i zeigt, können sie dikaryotisch sein, ohne daß sie in erkennbaren Kontakt mit monokaryotischen Zellen gekommen wären. Von einem einzigen Keimschlauch aus kann so ein verzweigtes System septierter Hyphen entstehen, deren Zellen wahlweise hyalin oder plasmahaltig sind. Die plasmatischen Zellen können dabei ein- oder zweikernig sein (Abb. 27k). Die Etablierung des Dikaryon erfolgt im Normalfall dadurch, daß die lateral gebildeten Hyphen zweier nicht benachbarter Zellen aufeinanderzuwachsen und an ihren Enden verschmelzen (Abb. 27l, m). In die entstandene Brücke wandern beide Kerne ein (Abb. 27l) und später in den von der Kopulationsbrücke gebildeten hyphalen Auswuchs (Abb. 27m). Anhand der Figuren l und m (Abb. 27) wird deutlich, daß nicht alle Zellen zur Dikaryotisierung übergehen. An einigen Hyphenabschnitten fällt auf, daß sich in ihrem distalen Teil eine Einengung befindet (Abb. 27n: Pfeile). An diesen Stellen werden später Septen eingezogen und Konidien abgeschnürt. Fig. o derselben Abbildung zeigt, daß die entstehenden Konidien einkernig sind und büschelartig an den Hyphenspitzen gebildet werden. Nach dem gleichen Modus kann jede Konidie wieder ihresgleichen bilden (Abb. 27o: Pfeile). Diese Konidien entsprechen morphologisch und karyologisch den Sekundärkonidien, die bei der Keimung der Primärkonidien entstehen.

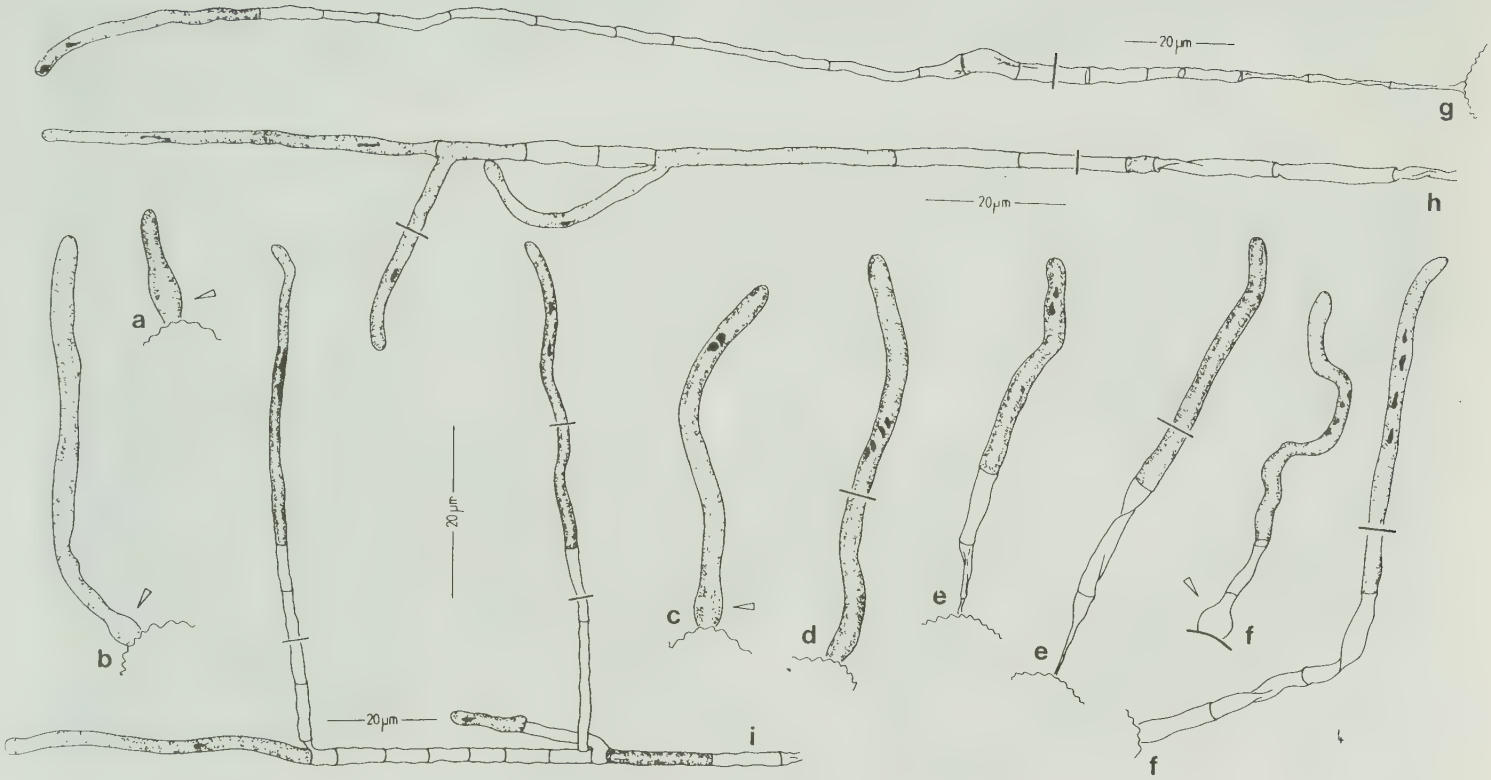
Die Länge der Keimschläuche und die Lage der Seitenhyphen in verschiedenen Ebenen erschweren die ultrastrukturelle Darstellung des Keimungsgeschehens (Abb. 28). Beim Austreten des Promycels aus der Spore wird die den Porus überziehende Deckhaut durchstoßen (Abb. 28a: PD). Sie reißt nach oben auf und klappt ganz zur Seite, löst sich aber nicht ab (Abb. 28b: PD; vgl. hierzu die Aufnahme eines intakten Keimporus in Abb. 25g -k). In beiden Aufnahmen (Abb. 28a, b) sind einerseits Reste des Plasmalemmas als auch Teile des bereits entleerten Promycels zu sehen (Abb. 28a, b: Pl, KR). Ein Abschnitt eines Promycels ist in Abb. 28c und d dargestellt. Die apikal gelegene Zelle weist in der entsprechenden Schnittebene einen Kern auf (Abb. 28c: N) und ist im Begriff in Septumnähe auszukeimen (Abb. 28c: Pfeil). Der rückwärtige Teil ist in späteren Stadien plasmaleer und mit Rückzugssepten versehen (Abb. 28d: Pfeil). Weder in echten Septen noch in Rückzugssepten ließen sich eindeutig

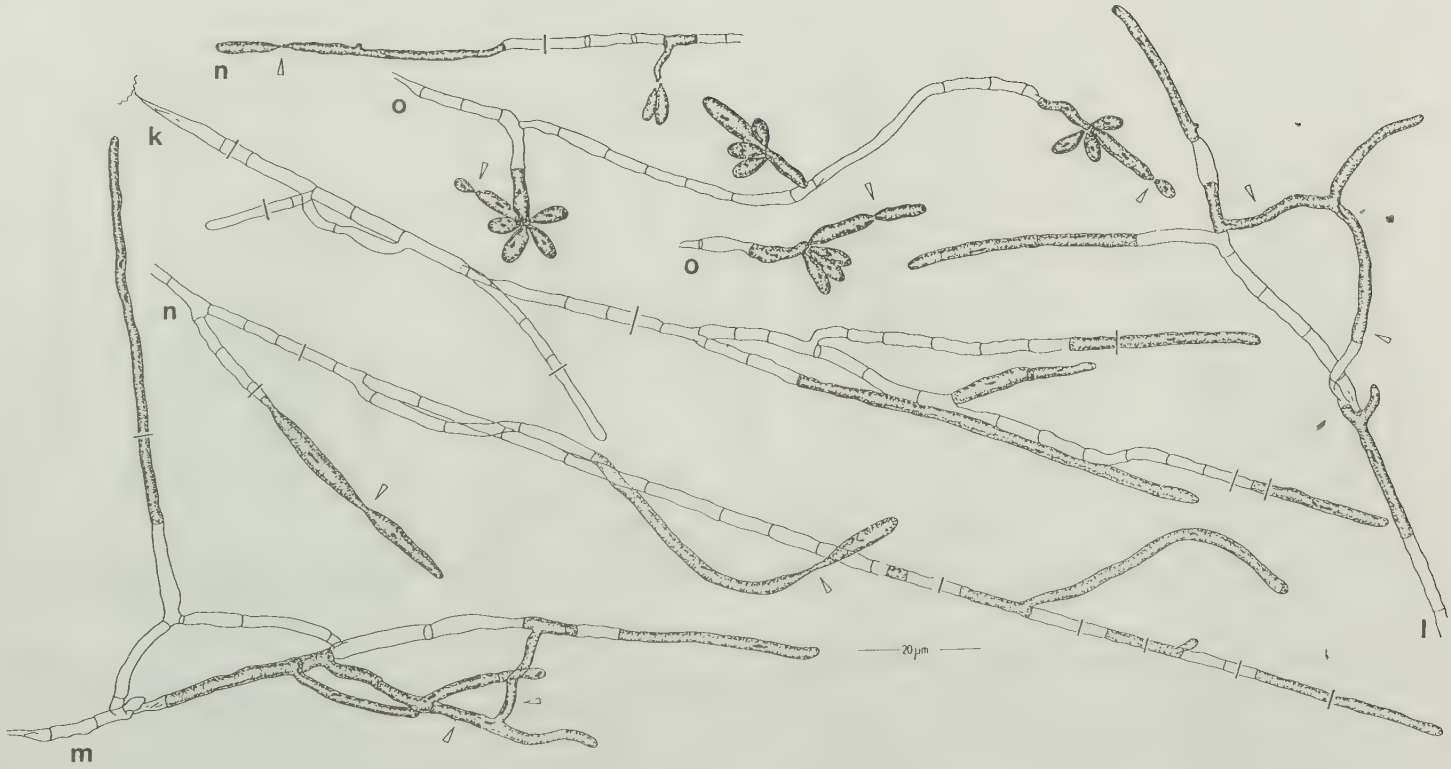
Poren nachweisen (vgl. hierzu Abb. 20). Allerdings könnte der häufig unregelmäßige Verlauf der Hyphenquerwandschichten daraufhin deuten, daß vielleicht doch winzige Septenporen vorhanden sind (Abb. 28e, f: P?). Die Substruktur der Septen präsentiert sich in Form einer hellen Mittellamelle (Abb. 28g: Ml), die beiderseits von Fortsetzungen der inneren Hyphenwandschichten flankiert wird.

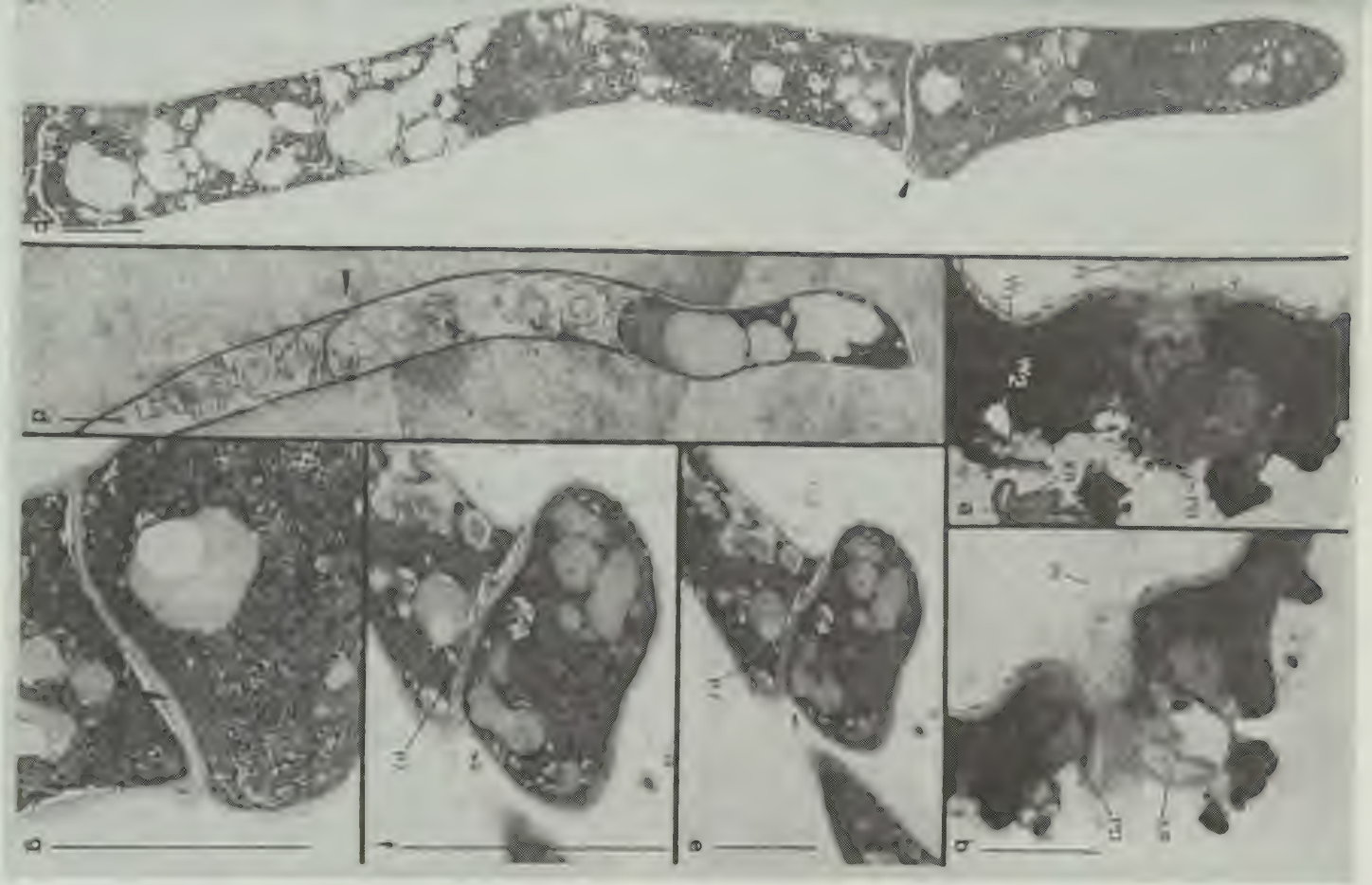
Abb. 26 (Seite 59): Thecaphora seminis-convolvuli - Keimung der Sporen I. Bildung des Promycels mit basaler Anschwellung (a-c: Pfeil); e-g: einsetzendes Längenwachstum unter Bildung von Rückzugssepten und Konzentrierung des Plasmas auf die apikale Zelle; h, i: Bildung von Seitenhyphen; in diesem Stadium sind nicht mehr nur die apikalen Hyphenabschnitte plasmatisch. Die Zellen sind mono- oder dikaryotisch.
Man beachtet den eigenen Maßstab für die Fig. g bis i.

Abb. 27 (Seite 60): Thecaphora seminis-convolvuli - Keimung der Sporen II. Die lateral entstandenen Hyphen verzweigen sich weiter (k); sie wachsen oftmals aufeinander zu und bilden Kopulationsbrücken (l, m: Pfeile); einkernige Hyphenzellen bilden längliche, einkernige Konidien, die charakteristischerweise zu mehreren auf einem Absatz büschelförmig nebeneinander entstehen (n, o); diese Konidien können wiederum ihresgleichen bilden (o: Pfeile).

Abb. 28 (Seite 61): Thecaphora seminis-convolvuli - Ultrastrukturelle Details der Sporenkeimung. Bei der Keimung reißt die Porus-Deckhaut auf (a, b: PD); beide Aufnahmen zeigen noch Reste des Keimschlauches (KR) sowie das in der Spore zurückbleibende Plasmalemma (Pl); c: Stück eines Keimschlauches mit mehreren Zellen, von denen die oberste in Septumnähe auskeimt (Pfeil); d: Stück eines Keimschlauches mit Rückzugsseptum (Pfeil); c, f: die echten Septen besitzen möglicherweise einen Porus (P?) und weisen ansonsten eine für echte Septen typische Substruktur auf (g).


20µm
g
20µm
h
a
b
20µm
c
d
e
e
f
f
20µm
i

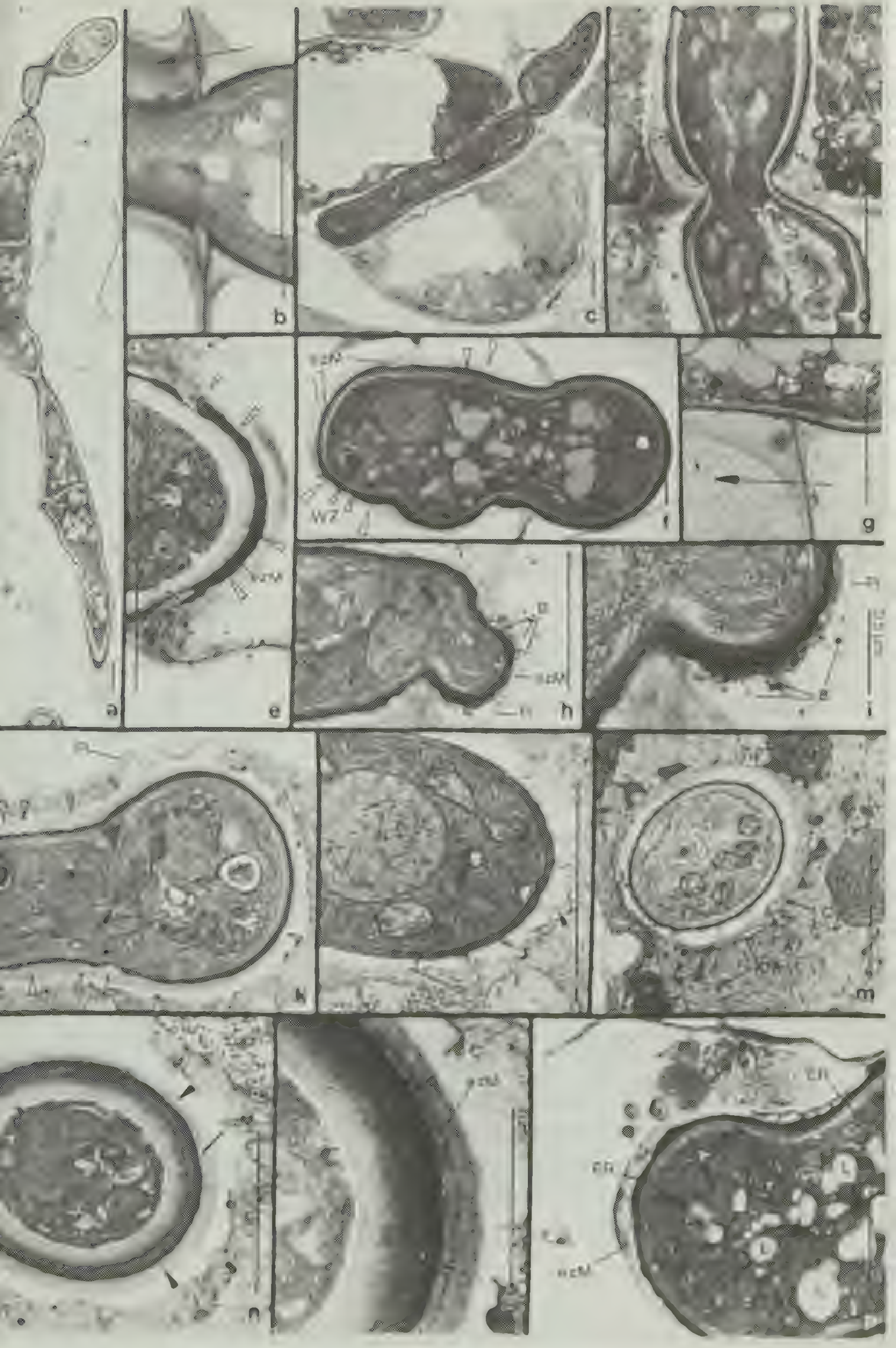

n
o
k
o
n
l
20 µm
m



Intrazellulare Hyphen (Abb. 29)

Die Hyphen von Thec. sem.-conv. wachsen zu einem sehr großen Teil intrazellular. Sie dringen dabei nicht nur in die Wirtszellen ein, sondern durchwachsen diese vollständig (Abb. 29a, c); oft erstreckt sich eine Hyphe über mehrere Zellen hinweg. Zellgrenzen bilden dabei keine Hindernisse. Die Zellwand wird an der entsprechenden Stelle ganz aufgelöst und nur ein schmaler Streifen - von heller oder dunkler Farbe - trennt die Hyphe vom Plasma der parasitierten Zelle (Abb. 29a -d). Primär dürften die Hyphen wohl mit der ganzen Breite in die Zellen eindringen. Das läßt sich an eben erst die Zellwand des Wirtes berührenden Hyphen ebenso zeigen (Abb. 29e) wie an anderen Stadien des intrazellulären Wachstums (Abb. 29f, g). Bemerkenswert ist aber, daß Hyphen an den Wirtszellgrenzen auch verengt (Abb. 29a, b, h, i) oder sogar eingeschnürt sein können (Abb. 29c, d). Beim ersten Kontakt zwischen Hyphe und Wirtszellwand bildet sich zunächst eine elektronendichte Schicht (Abb. 29e: ehM); es handelt sich hier um die extrazellulare Matrix, die in diesem Stadium auch als Penetrationsmatrix bezeichnet wird. Bei schwächer werdendem Kontakt zwischen Hyphe und Zellwand wird sie zunehmend schmäler (Abb. 29e: kleine Pfeile) und endigt blind im Bereich der Wirtszellwand. Die Aufnahmen a, b, e, f, g und p der Abb. 29 zeigen Hyphen, die in Zellen der Thekenschichten eingedrungen sind. Hyphen, die im Gegensatz dazu in die plasmareichen Zellen des Fruchtknotens eindringen (Abb. 29h, i, k, l, m, n, o), lassen deutlich erkennen, daß hier zunächst das Plasmalemma eingestülpt wird (Abb. 29h, i: Pl). Zwischen ihm und der Hyphenwand wird eine Schicht sichtbar, die sich in einen hyphennahen elektronendichten und einen peripheren, nicht klar abgrenzbaren Bereich gliedert. Hier werden Bläschen abgesondert (Abb. 29h, i: B). Vermutlich können sie auch außerhalb des Plasmalemmas, also im Cytoplasma der parasitierten Zelle, auf-

Abb. 29: Thecaphora seminis-convolvuli - Intrazellulare Hyphen durchwachsen oft mehrere Zellen (a); die Eintrittstelle in die Zellen ist manchmal verengt (b-d), in der Regel jedoch nicht (e-g); intrazellulare Hyphen sind stets vom Plasmalemma der Wirtszelle umgeben (h-n) nicht aber in jedem Fall von einer Wirtszellwand (h, i, l, m); die extrahaustoriale Matrix der Haustorien wird im Falle der intrazellularen Hyphen als extrazellulare Matrix bezeichnet (z.Bsp. n-p: ezM); normalerweise ist die extrazellulare Matrix unstrukturiert; eine Ausnahme liegt nur in frühen Stadien vor, wenn zwar eine Art Penetrationsmatrix, aber noch keine extrazellulare Matrix ausgebildet ist.


a
b
c
e
f
g
h
i
k
m

treten (Abb. 29i: B?). Der periphere Bereich dieser Matrix ist sehr viel elektronendurchlässiger und von einer amorphen, grauen Masse ausgefüllt. Hyphen, die während ihres intrazellularen Wachstums Zellgrenzen überschreiten bzw. Zellwände benachbarter Zellen durchwachsen (Abb. 29a, b, c, d, g), lassen erkennen, daß sie stets von Wirtszellwand umgeben sind. Am auffälligsten wird dies im Zellwandgrenzbereich. An der unterschiedlichen Ausprägung dieser Hüllschicht kann sehr wahrscheinlich auf die Wachstumsrichtung der Hyphe zurückgeschlossen werden (Abb. 29b, d, g: Pfeilrichtung). Das Plasmalemma der Wirtszelle wird von den eingedrungenen Hyphen oft stark ausgestülpt (Abb. 29k, l: Pl). In der Regel ist zwischen Hyphen- und Wirtszellwand keinerlei Schicht erkennbar, wie sie z. Bsp. unter Abb. 29h, i bei eben in Zellen eindringenden Hyphen beschrieben wurde (Abb. 29k). Um andere intrazellular wachsende Hyphen wird überhaupt keine Wirtszellwandbildung sichtbar (Abb. 29l, m). In beiden Beispielen ist im Plasmalemmabereich verstärkt die Bildung von Bläschen zu beobachten. Gelegentlich kann ihre Verschmelzung beobachtet werden (Abb. 29l: Pfeile). Ein selten auftretender Fall ist in Abb. 29m dargestellt. Eine intrazellular wachsende Hyphe wird teilweise vom Kern der Wirtszelle umwachsen. Das Plasmalemma der Wirtszelle und die von Poren durchbrochene Kernmembran sind gut erkenn- und unterscheidbar (Abb. 29m: Pl, KM, Pfeile). Zwischen den beiden Membranen befindet sich noch eine schmale Schicht Wirtscytoplasma (Abb. 29m: Cy). Das Karyoplasma mit Nucleolus und Chromatinbereichen ist hiervon leicht zu unterscheiden. Teilweise ist die Zellwand intrazellularer Hyphen stark verdickt (Abb. 29n, o). Zwischen ihr und der unverdickten Wirtszellwand - das Plasmalemma hat sich relativ weit von ihr entfernt - ist eine amorphe, hellgraue Phase zu sehen (Abb. 29o: helle Pfeile). Die stark verdickte Hyphenzellwand geht in ihrem peripheren Bereich in eine dunklere Schicht über, die aufgelockert erscheint. Der Übergang zwischen heller und dunkler Schichtung ist fließend. Intrazellulare Hyphen in den relativ plasmaarmen Zellen der Theken (Abb. 29a, b, f, g, p) bilden ebensowenig wie in den plasmareichen Zellen des Fruchtknotens (Abb. 29c, d, k, l, m) eine extrazellulare Matrix aus, die eine durchgehend gleiche Substruktur aufwiese. Alle Aufnahmen der Abb. 29 lassen erkennen, daß die intrazellularen Hyphen mit sehr viel endoplasmatischem Retikulum, Mitochondrien und Lipidkörpern ausgestattet sind (Abb. 29: ER, M, L). Das ER befindet sich meist in Hyphenwandnähe. Vereinzelt sind in den Hyphen Komplexe aufgefalteter Membranen anzutreffen (Abb. 29d, e, o: aM). In den intrazellularen Hyphen werden wie in den interzellular wachsenden regulär Septen angelegt.

Ginanniella primulicola (MAGNUS) CIFERRI
(auf Primula veris L.)

1. Die Nebenfruchtform

Befallsbild (Abb. 30, Abb. 31)

Primula veris, die Wiesen- oder Duftende Schlüsselblume, ist eine bis in Höhenlagen zwar verbreitet auftretende Pflanze, mittlerweile steht sie jedoch unter Naturschutz. Der auf ihr parasitierende Brandpilz ruft ein makroskopisch kaum auffallendes Befallsbild hervor. Habituell unterscheiden sich infizierte und gesunde Exemplare nicht. Im gerade aufgeblühten Zustand fällt lediglich ein weißer, mehliger Belag auf, der sich mehr oder weniger deutlich von den tiefgelben Petalen abhebt (Abb. 30a). Es handelt sich hierbei um Konidienmassen von Gin. primulicola , die wahrscheinlich durch blütenbesuchende Insekten auf den Blumenkronsaum gelangt sind. Der Ort ihrer Entstehung liegt nämlich an den Filamenten, was bei längsgeöffneter Krone leicht zu erkennen ist. (Abb. 30b). Auch an der Außenseite der Kronröhre, in der Verwachsungszone von Filament und Petalen, wird konidienbildendes Mycel sichtbar. Es bleibt hier auf fünf schmale, vertikal verlaufende Streifen beschränkt (Abb. 30c) und schnürt nur in geringem Umfang Konidien ab. Im abgewelkten Zustand schimmert durch Kelch- und Kronröhre der mit Brandsporen gefüllte Fruchtknoten durch (Abb. 30d).

Konidienbildung (Abb. 31 - Abb. 35)

Die Bildung der Konidien setzt bereits in sehr frühen Knospenstadien der Blüte ein und beginnt an den Filamenten. Erst nach massenhafter Abgliederung sind die Konidien sekundär auch auf den Antheren zu finden. Daß dort nicht ihr Hauptentstehungsort ist, belegt die Aufnahme eines Semidünnschnittes (Abb. 31). Dargestellt ist ein Querschnitt durch eine Anthere mit dem dazugehörenden

Abb. 30: Ginanniella primulicola - Makroskopisch sichtbares Befallsbild zum Zeitpunkt der Konidienbildung (a); Aufnahme b zeigt eine längsgeöffnete Kronröhre von Primula veris mit Konidien an den Filamenten; Konidien treten auch an der Außenseite der Kronröhre auf und zwar genau den Stellen gegenüber, an denen die auf der Kronröhreninnenseite sitzenden Filamente bereits mit der Korolle verwachsen sind (c); d: makroskopisches Erscheinungsbild des Parasiten zum Zeitpunkt der Sporenbildung; der Fruchtknoten ist aufpräpariert.

A
e
c
f
200 µm

Filament. Der Staubfaden (samt dem Leitbündel!) ist von Mycel durchdrungen und seine Außenfläche von Unmengen abgegliederter Konidien überzogen. Im Bereich der beiden Theken sind im Gegensatz dazu nur vereinzelt Konidien zu finden. Bezeichnenderweise enthalten die Antherenwandschichten auf ihrer introrsen Seite mehr Mycel als auf der extrorsen. Wahrscheinlich sind die Hyphen sekundär - durch ihre Nähe zum Filament bedingt - inter- bzw. intrazellular in Epidermis (Abb. 31:e), Faserschicht (Abb. 31:f - gut an den Verdickungsleisten erkennbar) und Zwischenschicht (Abb. 31:c) eingedrungen. Konidienbildendes Mycel vor der Abgliederung von Konidien aufzufinden, ist nicht leicht. Die Abschnürung beginnt in der noch lange geschlossen bleibenden Blüte und dort schon so reichhaltig, daß die Konidien im Präparat fast alles überdecken. Das Mycel ist septiert, verzweigt und dicht plasmatisch. An manchen Stellen weist es Pseudosepten auf. Bei dieser Art von Septen reicht die Querwand nicht bis an die gegenüberliegende Zellwand der Hyphe. Diese ist dort, wo das Septum ins Hypheninnere vorstößt, kuppelförmig aufgewölbt (Abb. 32: PS). Bei einer Großzahl der konidienbildenden Hyphen ist das Plasma auf den apikalen Bereich beschränkt. Die plasmaführenden Abschnitte sind unregelmäßig geformt und meist mehrfach septiert. Zum Zeitpunkt der Konidienbildung (Abb. 33) schnürt sich die Hyphe ein und gliedert durch Einziehen eines Septums die Konidie apikal ab. Noch vor der Septenbildung ist die Abbruchstelle oft durch fehlendes Plasma gekennzeichnet (Abb. 33: heller Pfeil). Nach Ablösung der Konidie bleibt meist an der Bildungshyphe ein mehr oder weniger deutlicher Absatz zurück (Abb. 33: dunkle Pfeile). Der zurückbleibende Hyphenrest geht erneut zur Bildung von Konidien über. Manchmal scheint es, als ob gleichzeitig mehrere, hintereinander gebildete Konidien abgeschnürt würden (Abb. 33: Doppelpfeile). In Kultur (weitere Angaben hierzu finden sich in dem entsprechenden Abschnitt) läuft die Bildung der Konidien anders ab (Abb. 34). Der hyaline, durch Rückzugssepten untergliederte Hyphenabschnitt ist sehr viel größer, die Hyphen selbst sind etwas schmäler. Die Abgliederung der Konidien an Haupt- oder Seitenhyphen kann einzeln erfolgen, hintereinander oder in Büscheln.

Abb. 31: Ginanniella primulicola - Querschnitt durch eine Anthere von Primula veris. Die Antherenwandschichten mit Epidermis (e), Faserschicht (f) und Zwischenschicht (c) sind nur minimal befallen, während die äußeren Thekenschichten quasi durch Konidien und konidienbildendes Mycel ersetzt sind.

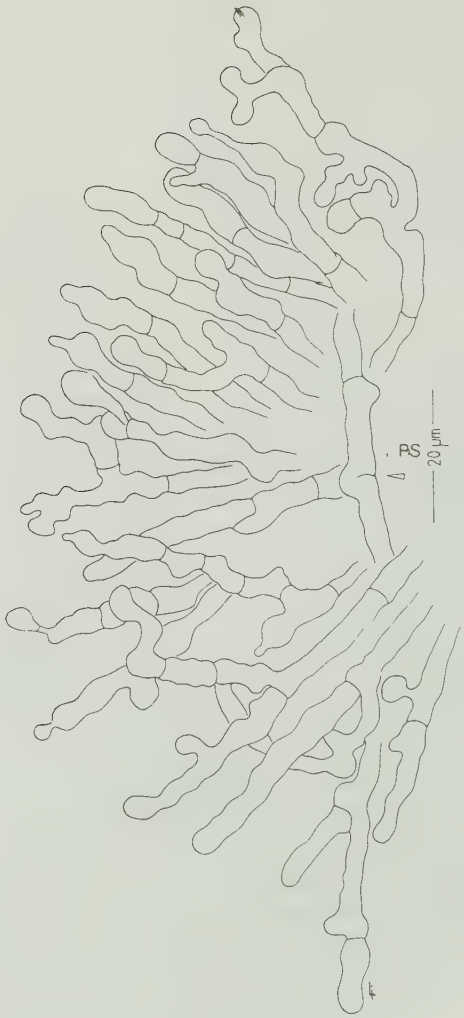


Abb. 32: Ginanniella primulicola - Zur Konidienbildung übergehendes Mycel. Die apikalen Abschnitte der Hyphen sind unregelmäßig geformt und septiert. Mit PS ist eine Pseudoseptum bezeichnet, das stets nur halb ins Hypheninnere vorspringt und eine Aufwölbung der der Ansatzstelle gegenüberliegenden Hyphenwand hervorruft.

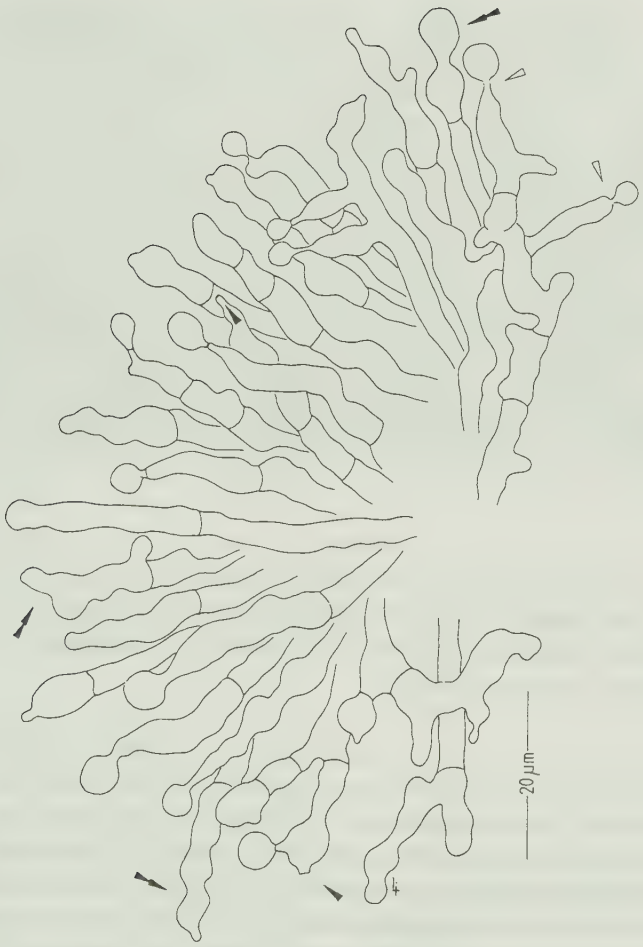


Abb. 33: Ginanniella primulicola - Abschnürung der Konidien apikal und in der Regel einzeln an den Konidienträgern. Oftmals bleibt ein deutlicher Absatz an den Abbruchstellen der Konidien zurück (dunkle Pfeile). Gelegentlich werden mehrere Konidien hintereinander abgeschnürt (Doppelpfeile).

Abb. 34: Ginanniella primulicola - Bildung der Konidien in vitro. Die Konidienträger sind länger, schmäler und mit vielen Rückzugssepten versehen. Die Abschnürung der Konidien erfolgt oftmals gleichzeitig hintereinander oder auch zu mehreren und dann büschelartig.

Aus der Ultrastruktur konidienbildender Hyphen geht hervor, daß diese dikaryotisch sind (Abb. 35a). Das Dikaryon wird aber offensichtlich durch Einziehen von Septen wieder getrennt (Abb. 35b: heller Pfeil). Die Trägerhyphen der Konidien sind dementsprechend einkernig (Abb. 35c) wie die Konidien, die sie abgliedern (Abb. 35b). Die Art der Abgliederung an der Hyphenspitze erfolgt nach dem holoblastischen Typ. Dabei geht die Zellwand der Trägerhyphe in die der Konidie über. Das ist an einer eben abgebrochenen Konidie ebenso gut zu sehen (Abb. 35b: dunkler Pfeil) wie an den noch aufsitzenden (Abb. 35a, b: dunkler Pfeil). Nach der Abgliederung bleibt an dem Konidienträger oftmals ein Absatz zurück (Abb. 35c), der allerdings nicht immer derart deutlich zu sehen ist.

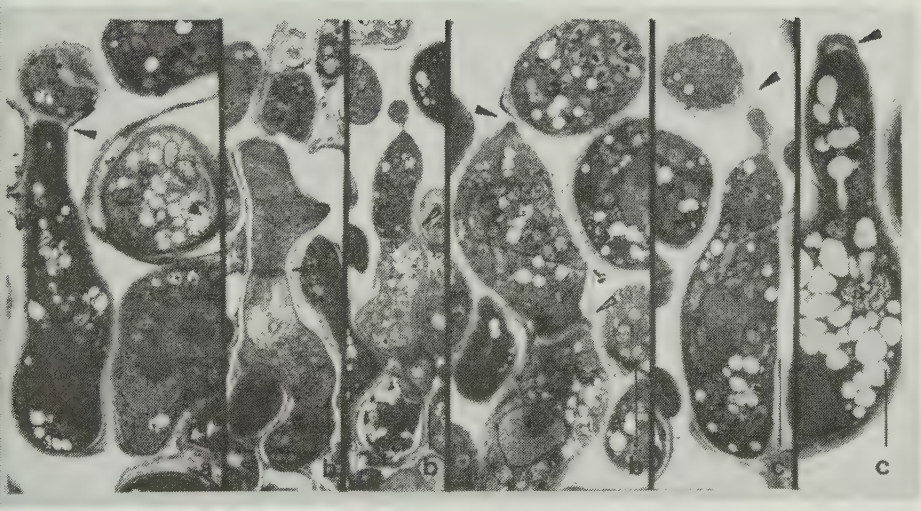


Abb. 35: Ginanniella primulicola - Ultrastruktur konidiogener Hyphen. Diese sind dikaryotisch (a: N); das Dikaryon wird mittels Septen getrennt (b: Pfeil), so daß die Konidienträger wie die Konidien einkernig sind; die Konidienabgliederung erfolgt auf holoblastische Weise (a-c: dunkle Pfeile).

Morphologie der Konidien (Abb. 36 - Abb. 38)

Die Grundgestalt der Konidien ist kugelig; der Durchmesser kann zwischen 3,5 um und 10 um schwanken, das Mittelmaß liegt aber bei 7 µm (Abb. 36a). Kleine Absätze an den Konidien (Abb. 36b) dokumentieren entweder die ehemalige Ansatz stelle an der Trägerhyphe oder eine Abgliederungsstelle von Tochterkonidien. Von Einzelkonidien deutlich abzuheben sind Doppelkonidien oder Konidienpaare. Diese sind fest miteinander verbunden und nicht leicht voneinander trennbar. Die Grenze zwischen den Konidien ist manchmal nur an einer seichten Einschnürung sichtbar (Abb. 36c); in den weitaus meisten Fällen hebt sich aber ein deutliches Mittelstück ab (Abb. 36d, Abb. 37: Pfeile), das an anderer Stelle als kurzes hyphales Verbindungsstück ausgebildet sein kann (Abb. 36e).

Die Grenze zwischen eindeutig als Verbindungsstück zu bezeichnenden Strukturen (Abb. 36f) und solchen, wie sie unter Abb. 36q dargestellt sind, ist allerdings nicht immer scharf. Bei dem zuletzt angesprochenen Beispiel handelt es sich wahrscheinlich um die Bildung von Tochterkonidien.

In Abbildung 38 sind die feinstrukturellen Merkmale der Konidien wiedergegeben. Die Zellwand ist zweischichtig und besteht aus einer inneren, mehrfach lamellierten (Abb. 38a, b: W1) und einer vergleichsweise dünnen, äußeren Schicht (Abb. 38a, b: W2). Die äußere Schicht erscheint oft wellig. Dem feinstrukturellen Aufbau der Wandschicht und vor allem der Abbruchstellen zufolge läuft die Bildung der Konidien nach dem holoblastischen Typ ab. Die Aufnahmen a bis d der Abb. 38 demonstrieren, wie verschieden die Abbruchstelle der Konidien an ihren Trägerhyphen aussehen kann und gleichzeitig wird erklärbar, warum diese Stelle im Lichtmikroskop oft nicht gesehen wird. Werden die Konidien hintereinander und gleichzeitig gebildet, müssen zwangsweise mehr Abgliederungsstellen erkennbar sein (Abb. 38e, f bzw. Abb. 33: Doppelpfeile, Abb. 36g). Die als Kragen sichtbar bleibende äußere Zellwandschicht und die ausgestülpte innere Schicht legen den Schluß nahe, daß es sich bei dem unter Abb. 38g abgebildeten Konidienpaar um kopulierende Konidien und nicht um die Bildung von Tochterkonidien handelt.

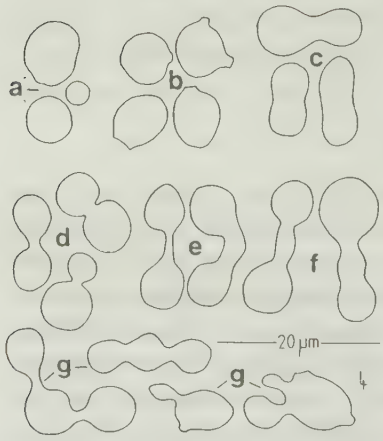


Abb. 36: Ginanniella primulicola - Morphologie der Konidien (Abstrich von den Filamenten).

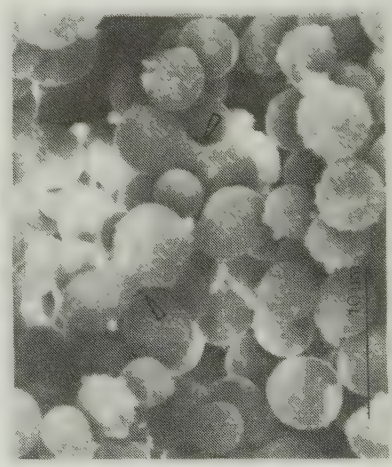


Abb. 37: Ginanniella primulicola-REM-Aufnahme der Konidien (Pfeil: kopulierende Konidien).

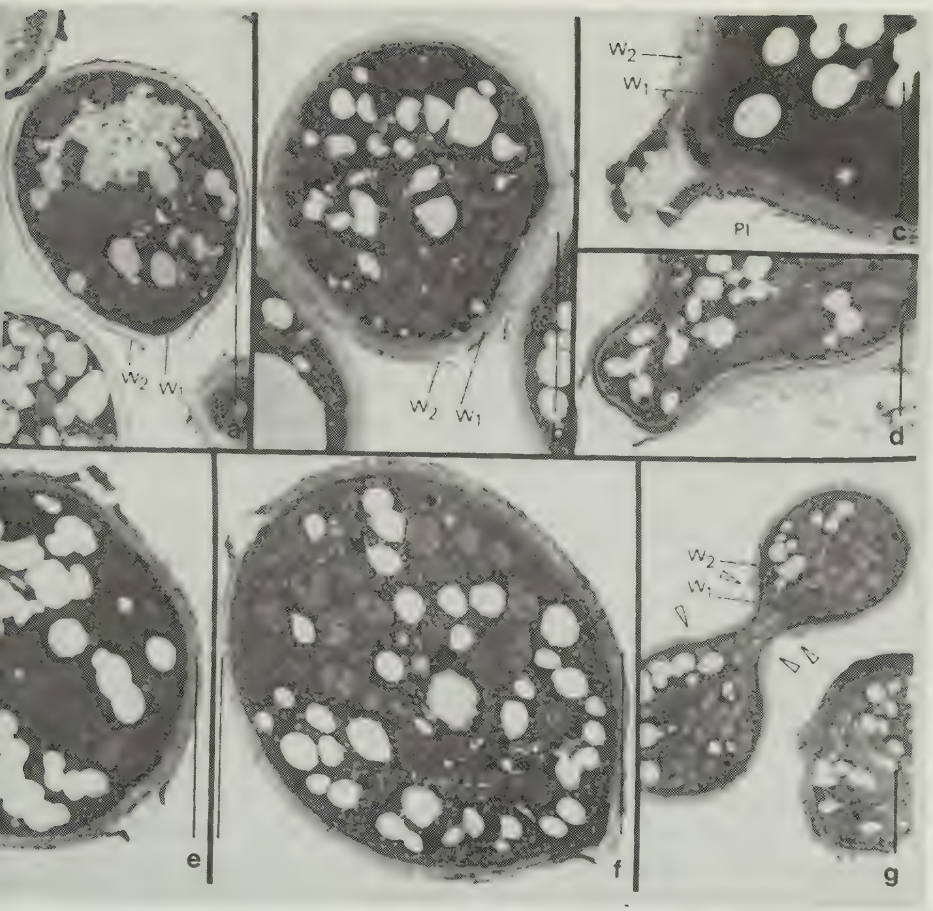


Abb. 38: Ginanniella primulicola - Konidienmorphologie. Die innere Lage der zweischichtigen Zellwand (a-b) ist lamelliert (a-c: W1), die äußere schmal und wellig (a-c: W2): die Ansatzstellen der Konidien sind verschieden strukturiert (c-d); pro Konidie sind oft zwei Abgliederungsstellen vorhanden (e-f); g: kopulierende Konidien; nur die innere Wandschicht bildet den Kopulationsschlauch

Keimung der Konidien (Abb. 39, Abb. 40)

Ausgangsstadien sind ein- (Abb. 39a) oder zweikernige (Abb. 39b) Konidien. Die Keimung wird dadurch eingeleitet, daß die innere der beiden Wandschichten die äußere durchstößt (Abb. 39c).

An der Durchbruchstelle des Keimschlauches bleibt der Rand der äußeren Zell-

wandschicht als Kragen (Abb. 40a: Pfeil) zurück. Am linken Pol der Konidie ist die Abgliederungsstelle von der Bildungshyphe zu erkennen. Der entstehende Keimschlauch verlängert sich, der Kern oder das Kernpaar wandern in ihn ein (Abb. 39d, Abb. 40b). Das gesamte Plasma wird ebenfalls in den Keimschlauch aufgenommen und ein Rückfließen durch Bildung von Septen verhindert (Abb. 39d, e). Zwischen den Konidien werden bald Kopulationsbrücken gebildet. Das kann zwischen zwei einkernigen (Abb. 39f), ein- und zweikernigen (Abb. 39g) oder zwei dikaryotischen Konidien (Abb. 39h) geschehen. Sind die Konidien räumlich weiter voneinander entfernt, ist der Kopulationsschlauch entsprechend länger (Abb. 39i, k). Die Stelle, an der die beiden Keimhyphen miteinander verschmelzen, ist oft an einer leichten Aufwölbung und Einschnürung erkennbar (Abb. 39k: Pfeil).

Ultrastrukturelle Details kopulierender Konidien sind in Abb. 40 wiedergegeben. Beide Konidien sind - aus Abb. 40 c, d ersichtlich - an der Bildung der Kopulationsbrücke beteiligt. Der von der durchgebrochenen äußeren Zellwand herrührende Kragen ist an beiden sichtbar. Eine Detailvergrößerung von Aufnahme d (Abb. 40) verdeutlicht, daß der Kopulationsschlauch nur von der inneren Zellwand gebildet wird (Abb. 40e). Nach der Kopulation der Konidien findet eine Kern- und Plasmawanderung statt. Ist der Kopulationsschlauch kurz, wandert einer der Kerne direkt in die andere Konidie (Abb. 391, m); bei längeren Verbindungsstück wandern die Kerne nacheinander (Abb. 39o) in den Kopulationsschlauch ein (Abb. 39n, o, p). Das Plasma strömt mit und Rückzugssepten verhindern den Rückfluß (Abb. 39p). Bei kurzem Kopulationsschlauch werden diese Septen noch im Konidienpaar eingezogen (Ab. 40f). Entweder apikal (Abb. 39q) oder lateral (Abb. 39r) am Konidienpaar, auch ausgehend vom Kopulationsschlauch setzt nun hyphales Wachstum ein (Abb. 39r-u). Oft werden schon Hyphen gebildet, wenn die Kerne noch auf die Kopulationspartner verteilt sind (Abb. 39s). Findet eine Konidie nicht sofort einen Partner, dann keimt sie regulär mit einer Hyphe aus, die aber sofort, wenn sie auf eine entsprechende Konidie trifft, zu einem Kopulationsschlauch umgebildet wird (Abb. 39t). Mit der Bildung von Hyphen, die ihren Ursprung direkt an Konidienpaaren (Abb. 39r, q, t) oder Kopulationsbrücken (Abb. 39u) haben, setzt nun die Entwicklung einer neuen Konidiengeneration ein. Diese Konidien unterscheiden sich morphologisch und karyologisch von den bisher vorgestellten Konidien. Es werden daher in der Folge Sekundärkonidien von (Primär)Konidien unterschieden.

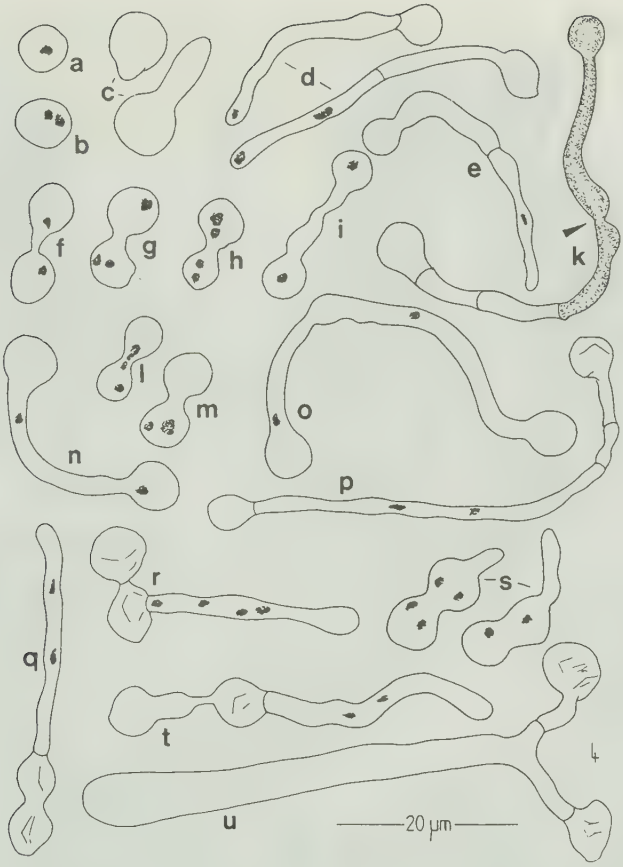


Abb. 39: Ginanniella primulicola - Morphologie und Karyologie keimender Konidien. Ein- (a) oder zweikernige Konidien (b) bilden einen Keimschlauch (c), der nach Erreichen einer bestimmten Länge und nach Einwandern der Kerne durch Rückzugssepten von der ausgekeimten Konidie abgetrennt wird (d, e). In der Regel kopulieren die Konidien miteinander (f-i), wobei der Keimschlauch je nach Entfernung der Konidien voneinander unterschiedlich lang werden kann. In den Kopulationsschlauch oder in die Partnerkonidie wandern der Kern und das Plasma ein (k-p). Von den Konidien (g-t) oder von der Brücke ausgehend (u), setzt nun die Bildung von Hyphen ein; diese nehmen Kerne und Plasma der beiden Kopulationspartner auf.

Abb. 40: Ginanniella primulicola - Konidienkeimung. Die innere Konidienwandschicht bildet die Zellwand des Keimschlauches (a, b), auch die Kopulationsbrücken werden von ihr gebildet (c-e: KSchl); bei sehr kurzen Kopulationsschläuchen wird gleichsam noch innerhalb des Konidienpaares das erste Rückzugsseptum eingezogen (f: Pfeil).

Sekundärkondidiengeneration (Abb. 41, Abb. 42)

Die Keimschläuche oder Hyphen - von Einzelkonidien herrührend (Abb. 41a) oder von einer Kopulationsbrücke auswachsend (Abb. 41b, e) - können entweder nur als Hyphen weiterwachsen oder unter apikaler Anschwellung zur Bildung von Sekundärkonidien übergehen (Abb. 41a, b, e). Die typische Gestalt einer Sekundärkonidie im Gegensatz zur kugeligen Primärkonidie ist länglich, basal verjüngt und apikal verdickt (Abb. 41c, d). Durch Einziehen eines Septums löst sich die Konidie von ihrer Trägerhyphe ab. Eine junge Sekundärkonidie ist ein- (Abb. 41c) oder zweikernig (Abb. 41d). Sie kann apikal oder lateral erneut Sekundärkonidien abgliedern (Abb. 41f). Ultrastrukturelle Details sind in Abb. 42 wiedergegeben. An der Abgliederungsstelle der Sekundärkonidien von ihren Trägerhyphen kann ein kleiner Kragen zurückbleiben (Abb. 42a: Pfeil). In einer eben auskeimenden Sekundärkonidie sind deutlich zwei Kerne mit ihren Nukleoli zu sehen (Abb. 42b: N, n). Die Zellwand dieser Konidien ist einschichtig (Abb. 42c). Fig. 42d (Abb. 42) zeigt eine sich bereits weiterentwickelnde Sekundärkonidie; sie ist durch ein Septum in zwei Zellen unterteilt (Abb. 41h, Abb. 42d). Zu diesem Zeitpunkt sind sehr viele Sekundärkonidien dreikernig (Abb. 41g) und erst bei der Bildung eines zweiten Septums vierkernig (Abb. 41i). Die vier Kerne sind in aller Regel ganz charakteristisch verteilt: die beiden außen liegenden Abschnitte der dreiteiligen Konidie sind einkernig, der mittlere ist dikaryotisch (Abb. 41i). Nur selten besitzt eine der äußeren Zellen ebenfalls zwei Kerne (Abb. 41k). Jede der Zellen kann mit einer Hyphe auswachsen (Abb. 41l, m). Die Keimschläuche der einkernigen Zellen verhalten sich dabei wie die einkerniger Primärkonidien. Zur Etablierung des Dikaryons kopulieren entweder die Keimschläuche der einkernigen Zellen einer Sekundärkonidie miteinander (Abb. 41n) oder diese mit dem Keimschlauch einer Primärkonidie (Abb. 41o) oder gleichzeitig die monokaryotischen Zellen einer Sekundärkonidie mit dem Keimschlauch einer Primärkonidie einerseits und der einkernigen Zelle einer zweiten Sekundärkonidie andererseits (Abb. 41p). Der Keimschlauch, der von der mittleren dikaryotischen Zelle einer Sekundärkonidie gebildet wird, nimmt keinen Kontakt mit anderen Keimschläuchen auf (Abb. 41l).
Unter natürlichen Bedingungen scheint eine zweite Konidiengeneration nicht zu entstehen, diese wurde nur in Kulturen beobachtet. Die optimale Temperatur für die Kultivierung der Primärkonidien liegt bei 18 Grad Celsius. Bei niedrigeren oder höheren Graden setzt die Keimung nur zögernd ein. In einer Anfangsphase werden massenhaft wiederum Primärkonidien erzeugt. Die Kultur breitet sich auf

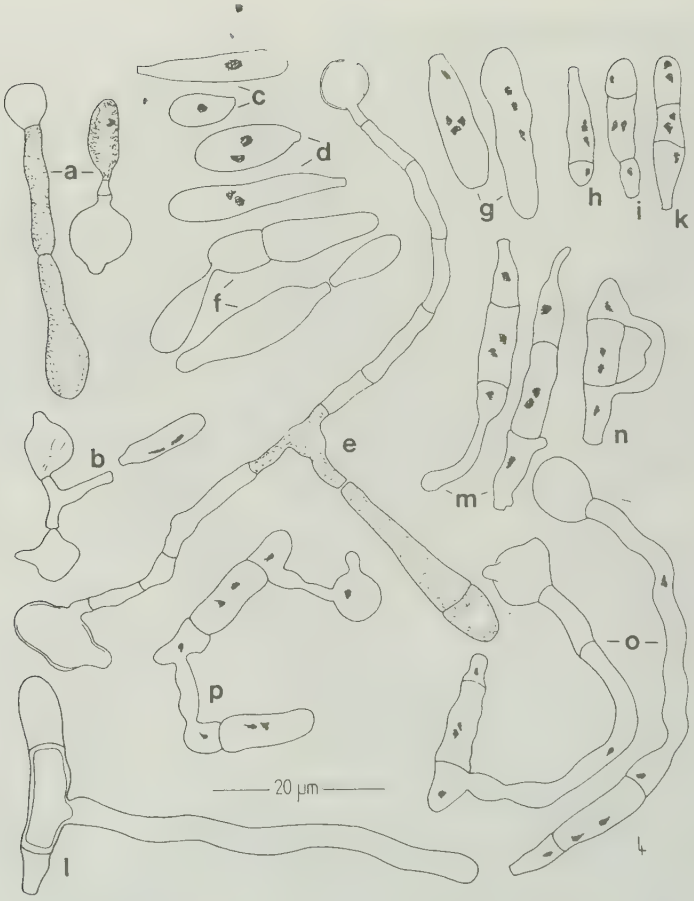


Abb. 41: Ginanniella primulicola - Morphologie und Karyologie der Sekundärkonidien. Sie entstehen apikal an den Keimschläuchen von Primärkonidien (a) oder direkt an einer Kopulationsbrücke (b, e); Sie sind länglich, dabei ein- oder zweikernig (c, d); im apikalen Bereich können sie wiederum Sekundärkonidien abgliedern (f); dreikernige (g) und septierte Konidien (h-k) zeigen bereits eine Weiterentwicklung an. Jede Zelle der dreigeteilten Sekundärkonidie vermag auszukeimen (l, m). Die einkernigen Zellen einer Sekundärkonidie kopulieren mit einkernigen Keimschläuchen verschiedener Herkunft (n-p). Die Keimschläuche der dikaryotischen Mittelzelle nehmen keinerlei Kontakt mit anderen Keimhyphen auf.

dem Agar mehr oder weniger kreisförmig aus. Im Randbereich entstehen die Konidien auf langen, septierten Trägerhyphen (vgl. Abb. 34). Diese Stellen erscheinen glasig-weiß, während die Kulturen ansonsten creme-hellbraunfarben sind (Abb. 43).

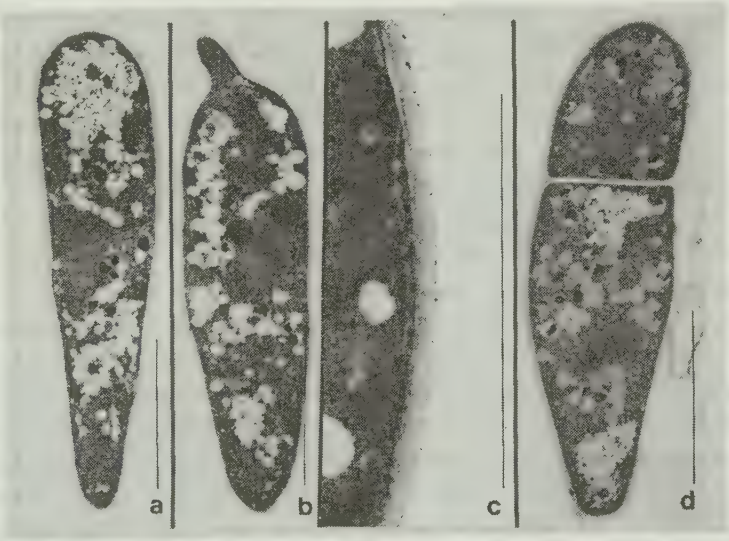


Abb. 42: Ginanniella primulicola - Ultrastruktur von Sekundärkonidien. An ihrer Abbruchstelle bleibt manchmal ein kleines Anhängsel zurück (a); diese Konidien sind dikaryotisch (b) und besitzen eine einschichtige Zellwand (c); septierte Konidien stellen bereits Stadien der Weiterentwicklung dar (d).

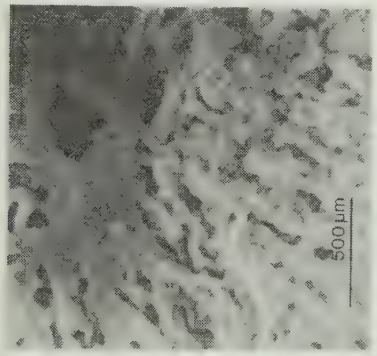


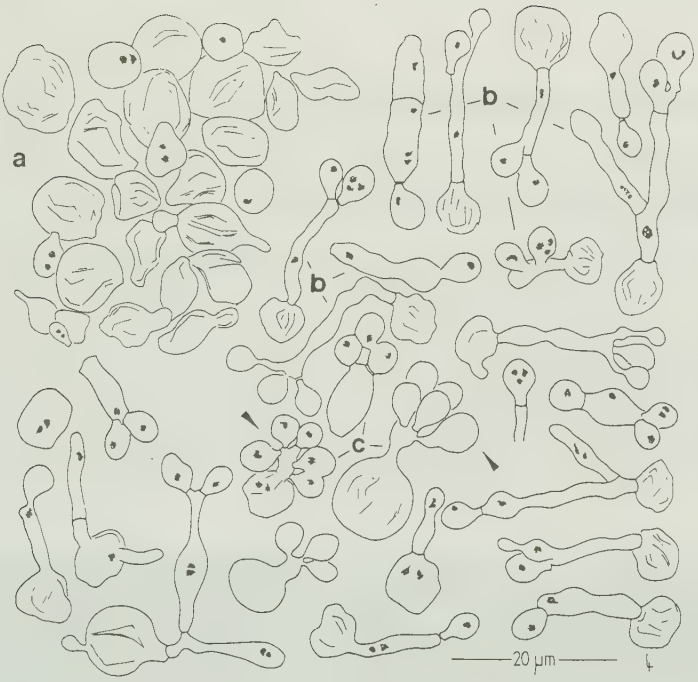
Abb. 43: Gin. primulicola - Kultur ausgekeimter Pirmärkonidien.

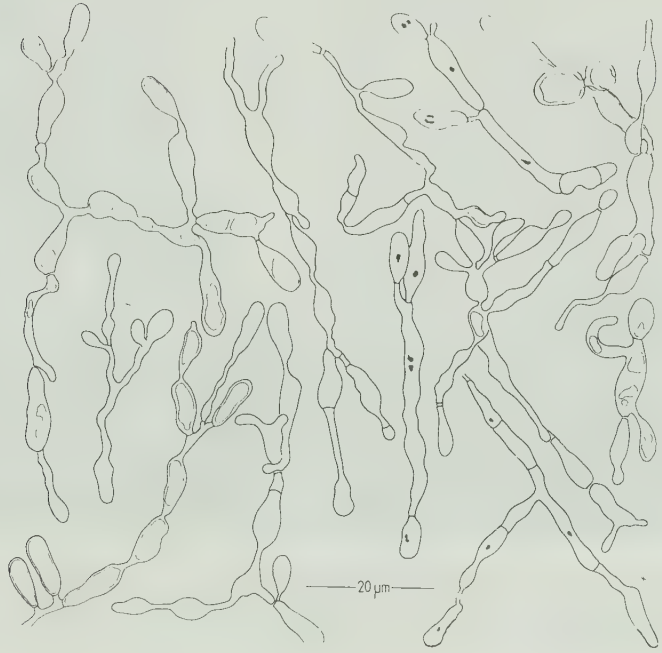
Das Labyrinth- und Höhlensystem der sich in jeder Richtung ausbreitenden Konidien verleiht der Kultur ein charakteristisches Aussehen. In frisch angeimpften Petrischalen entstehen auf dicker Agarunterlage fast nur Sekundärkonidien, während auf dünn mit Medium beschichteten Objektträgern sehr viel weniger vorzufinden sind. Überschichtet man die ausgestreuten Primärkonidien sofort mit Agar, dann entstehen die Sekundärkonidien auf mehr

oder weniger langen Trägerhyphen. In vielen Petrischalen vermehrten sich die Primärkonidien so rasch, daß die Sekundärkonidienbildung weitgehend unterbunden wurde. Zudem hat es den Anschein, als ob in älteren Kulturen nur noch Primärkonidien gebildet werden. Untersuchungen von ca. 120 Tage alten Kulturen ergaben folgendes (Abb. 44): da sich die Konidien verstärkt auch in vertikaler Richtung ausbreiten, sind die direkt dem Agar aufliegenden Konidien einem zunehmenden Druck der ober ihr sich befindlichen Konidien ausgesetzt. Die zuunterst liegenden Konidien sind daher vorwiegend plasmaleer und zusammengeschrumpft (Abb. 44a). In den übrigen Bereichen werden auf die mannigfachste Art und Weise Primärkonidien gebildet (Abb. 44b). Meist sitzen sie kernhaltigen verzweigten oder unverzweigten Trägerhyphen - lateral oder apikal - auf. Die karyologischen Verhältnisse scheinen wenig fixiert: die Konidien sind ein-, zwei- oder dreikernig. In der Mehrzahl der Fälle entstehen sie einzeln oder zu zweit an einer Hyphe, es können aber auch bis zu fünf nebeneinander entstehen (Abb. 44c). Abweichend hiervon entwickeln sich Primärkonidien in Kultur, wenn sie sofort mit einem Stück Agar abgedeckt werden. Eine Art Sproßmycel entsteht, dessen Glieder Sekundärkonidien morphologisch gleichen, jedoch nicht septiert sind (Abb. 45). Das Pseudomycel kann längere zusammenhängende und unregelmäßig septierte Verbände bilden, die an den Stellen der Querwandbildung abbrechen. Echtes Mycel entsteht in vitro nicht. Die Zellen des Sproßmycels sind ein- bzw. zweikernig und enthalten zahlreiche Ölkörper, die im Lichtmikroskop stark reflektieren. Nach ca. 3 bis 4 Monaten Inkubationszeit bei 18 Grad Celsius sind in den Kulturen dunkler gefärbte Bereiche zu erkennen. Eine Kontrolle zeigte, daß die dunkle Farbe von in vitro-entstandenen Sporenballen herrührte.

Abb. 44: Ginanniella primulicola - 120 Tage alte, nicht abgedeckte Kultur von Konidien. Die dem Agar aufliegenden Konidien sind meist plasmaleer (a); an der Peripherie und Oberfläche der Kolonie werden auf vielfältige Art und Weise Konidien abgegliedert (b, c); sehr auffällig sind dabei Konidienträger, die mehrere Konidien nebeneinander abgliedern (Pfeile); karyologisch sind die Konidien sehr uneinheitlich.

Abb. 45: Ginanniella primulicola - Kultur von Konidien, die nicht abgedeckt worden waren. Pseudomycel bildet sich dann, wenn die auskeimenden Primärkonidien mit Agar abgedeckt werden.


a
b
b
c
20 µm


20 µm

2. Hauptfruchtform oder Sporengeneration

Sporenbildung in vitro (Abb. 46, Abb. 47)

Die unter Laborbedingungen zur Sporenbildung übergehenden Kulturen von Primärkonidien besitzen fast ausnahmslos eine dicke, doppelt konturierte Zellwand (Abb. 46a, b, Abb. 47a), die nicht überall gleich dick und in manchen Fällen nicht durchgehend ist (Abb. 47: Pfeile). Die einzelnen Konidien gehen unterschiedlich schnell zur Sporenbildung über. Es ist unklar, wie und wann genau die Aggregierung der Einzelsporen zu einem Sporenballen erfolgt. Sie liegen zunächst verstreut nebeneinander (Abb. 46b). Nach und nach wird aber ihre

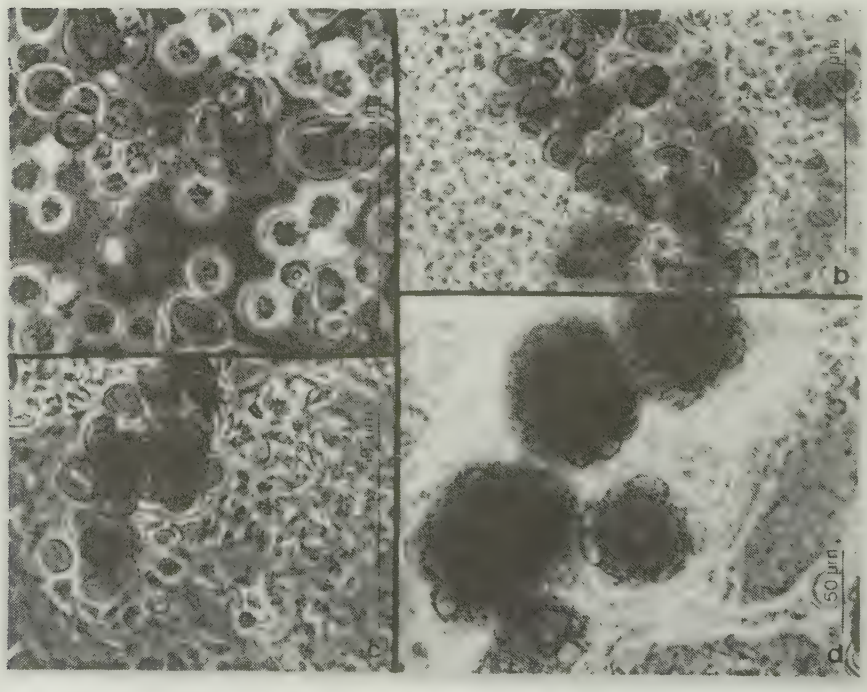


Abb. 46: Ginanniella primulicola - Konidien, die in vitro zur Sporenbildung übergehen (zur Erklärung vgl. Legende zu Abb. 47).

Zusammenlagerung (Abb. 46c) zu Sporenballen des üblichen Durchmessers erkennbar (Abb. 46d). Der Inhalt der Zellen erscheint granulär, manchmal fehlend (von kollabierten, zusammengeschrumpften Kondien zu unterscheiden, vgl. Abb. 44a). An Konidien, die sich in Nähe der entstandenen Sporen befinden, lassen sich die einzelnen Stadien erkennen, die bis zur Sporenbildung führen. Sie sind dicht mit Plasma und zum Teil großen Ölkörpern angefüllt (Abb. 47b). Weiter fortgeschrittene Stadien weisen eine dicker werdende Zellwand auf (Abb. 47c,d). Die Auf- oder Anlagerung von Material erfolgt unterschiedlich, einzelne Stellen werden ganz ausgespart (Abb. 47f -g). Die Mehrzahl der Kondien in diesem Stadium ist zweikernig. Reife, in vitro entstandene Sporenballen sind aus den in Abb. 47i abgebildeten Zellen zusammengesetzt, die sich in 10 %-iger KOH leicht voneinander trennen lassen. Die Sporenbildung in vitro läuft dem Dargelegten zufolge so ab, daß sich die Kondien bzw. die Glieder des Pseudomycels/der Konidienkulturen unter Verdickung ihrer Zellwand und Vergrößerung des Durchmessers zu Sporenballen zusammenfügen.

Sporenbildung unter natürlichen Bedingungen (Abb. 49 - Abb. 53)

In der Natur vollzieht sich die Bildung der Sporenballen nach einem anderen Modus. Die Hauptfruchtform ist wie bei Thec. sem.-conv. im Fruchtknoten lokalisiert, die Nebenfruchtform sitzt an den Filamenten. Zur Klärung der Frage, wie das Mycel in den Fruchtknoten gelangen kann, wurden Schnitte durch verschiedene Blütenorgane angelegt (Abb. 48), mit deren Hilfe eventuell vorhandenes Mycel nachgewiesen werden konnte.
Im Narben- und Griffelbereich (Abb. 48: Schnittebenen 1, 2 und 3) ist sowohl inter- als auch intrazellular Mycel nachweisbar; dies natürlich nicht in der Menge wie im Bereich des Filamentes (Abb. 48: Schnittebene 4). An der Verwachsungsstelle von Filament und Kronröhre in Richtung Blütenboden sind immer weniger Hyphen anzutreffen (Abb. 48: Schnittebenen 5 und 6). Die Basis der Fruchtknotenwand und das zentrale Säulchen sind erneut stärker infiziert (Abb. 48: Schnittebenen 7 und 8). Im Blütenstengel waren keine Hyphen nachweisbar (Abb. 48: Schnittebene 9). Ein schräg durch den Fruchtknoten gelegter Schnitt läßt folgendes erkennen (Abb. 48: Schnittebene 10, vgl. hierzu auch Abb. 50). Die Fruchtknotensäule ist in der Mitte nur wenig infiziert, während sie peripher von Hyphen übersät ist. Der Randbereich der Säule ist vom Placentagewebe deutlich abgegrenzt. In der Placenta selbst ist

Abb. 47: Ginanniella primulicola - Lichtmikroskopische Details der in vitro-Sporenbildung. Die stark ölhaltigen Konidien (b) zeigen mit zunehmendem Alter der Kultur die Tendenz ihre Zellwand zu verdicken (a, c, d, e). Diese Zellwandauflagerungen sind unterschiedlich stark und fehlen an manchen Stellen ganz (f, g); Konidien mit bereits verdickter Zellwand scheinen dikaryotisch zu sein (h); reife in vitro entstandene Sporenballen sind aus den gleichen Elementen zusammengesetzt (i) wie die in vivo gebildeten (vgl. Abb. 53).

wenig Mycel nachweisbar. Am stärksten infiziert sind die den Funiculus umgebenden Stellen. Das Mycel kann über den Funiculus nur in stark begrenztem Umfang in die jungen Samenanlagen eindringen (Abb. 50). Die rasterelektronenmikroskopische Aufnahme eines Fruchtknotenausschnittes (Abb. 49) und die Ge-

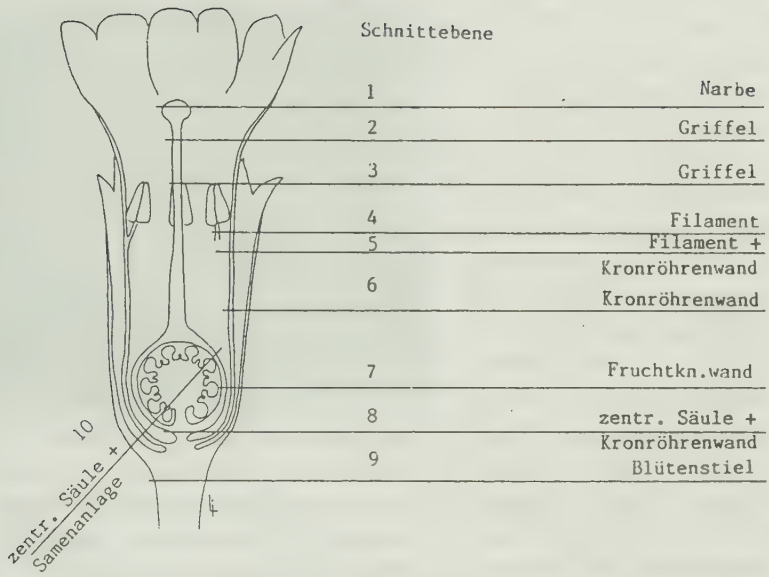


Abb. 48: Ginanniella primulicola - Schematischer Längsschnitt durch eine Blüte von Primula veris (Erklärung siehe Text).

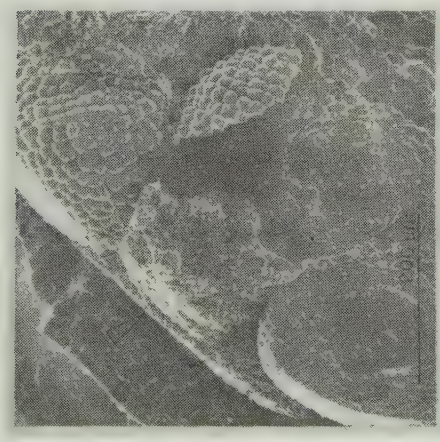


Abb. 49: Ginanniella primulicola - Fruchtknotenausschnitt mit Samenanlagen, zwischen denen sich Mycel befindet (Pfeil).

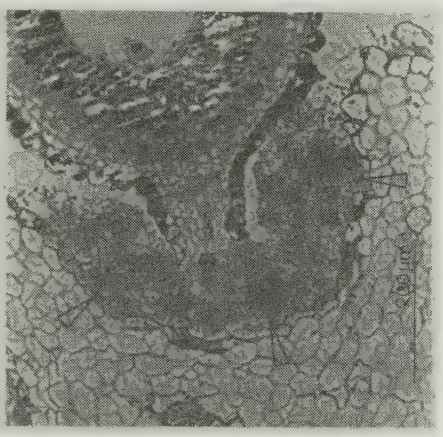


Abb. 50: Ginanniella primulicola - Semidünnschnitt durch eine Samenanlage. Mycel hat sich vor allem an der Basis des Funiculus ausgebreitet.

samtaufsicht auf den Fruchtknoten (Abb. 51) lassen darauf schließen, daß die Samenanlagen zumindest im jungen Zustand unversehrt bleiben. Mycel hat sich vor allem im Gewebe zwischen den Samenanlagen und der zentralen Säule bereits stark ausgebreitet. Später wird es die Samenanlagen überwuchern, so daß diese sich nicht mehr weiterentwickeln können und frühzeitig absterben. Daß die sich entwickelnden Samenanlagen gewissermaßen erstickt werden und an ihrem Absterben nicht die eventuell fehlende Nährstoffzufuhr über die Placenta - weil von Mycel durchdrungen - verantwortlich ist, zeigen Schnitte durch Fruchtknoten mit reifen Sporenballen. Der zentrale Säulenbereich und das placentale Gewebe sind gänzlich frei von Sporenballen, die ansonsten den gesamten Raum innerhalb der Fruchtknotenwand ausfüllen. Sporenballen werden aber nicht nur im unmittelbaren Bereich der Samenanlagen gebildet, sondern auch an der Fruchtknotensäule. Unerwarteterweise geht das Mycel dort zur Konidienbildung über, an einem Ort also, an dem die Konidien nicht mehr der Propagation dienen können. Die Menge der dort entstehenden Konidien ist nicht mit der Massenabgliederung im Filamentbereich vergleichbar. Auch diese Konidien gehen an Ort und Stelle zur Kopulation über. Lichtmikroskopische Untersuchungen ergaben, daß die Sporenbildung möglicherweise dort auf die gleiche Weise wie in vitro abläuft.

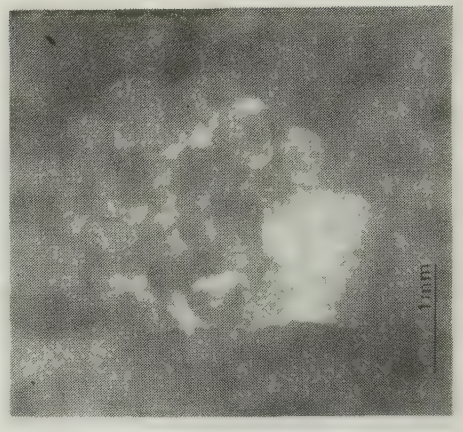


Abb. 51: Ginanniella primulicola - Gesamtaufsicht auf einen infizierten Fruchtknoten; das Mycel ist als weißer Überzug an der Zentralsäule und zwischen den Samenanlagen zu sehen.

Die Hyphen sind vor der Sporenbildung im Schnitt 3 µm dick, unregelmäßig aber reich septiert und verzweigt (Abb. 52). Verzweigungen sind hierbei nicht an Septen gebunden. Sehr häufig steht mit ihnen jedoch die Bildung von Strukturen in Zusammenhang, die deutlich an Schnallen erinnern (Abb. 52: schwarze Pfeile). In den meisten Fällen ist klar die Aussparung zu erkennen, die entsteht, wenn sich ein auswachsender Hyphenast zurückkrümmt und mit dem unterhalb des Septums liegenden Hyphenabschnitt verschmilzt. Dieses "Schnallenloch"

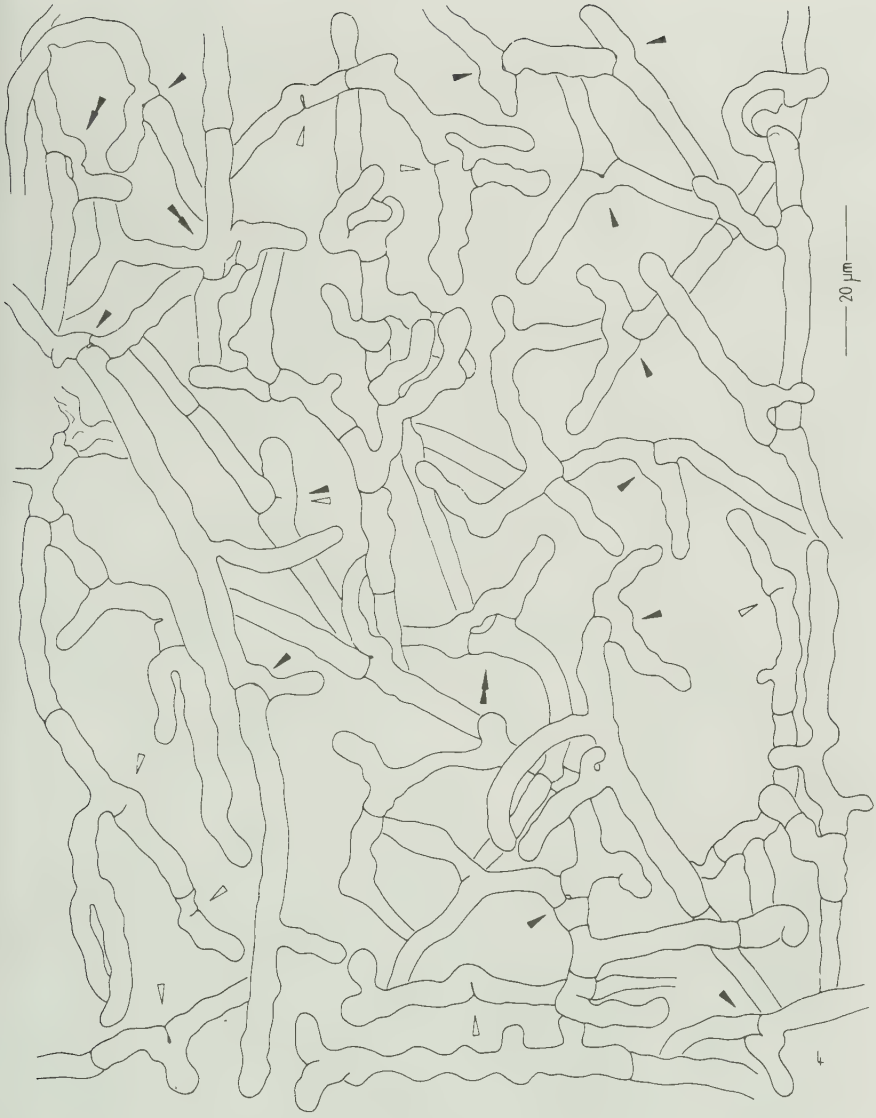


Abb. 52: Ginanniella primulicola - Hyphen vor der Sporenbildung. Auffallend sind die Pseudoschnallen (schwarze Pfeile), deren zentrale Aussparung oftmals sehr groß ist (Doppelpfeil) und die Pseudosepten (helle Pfeile).

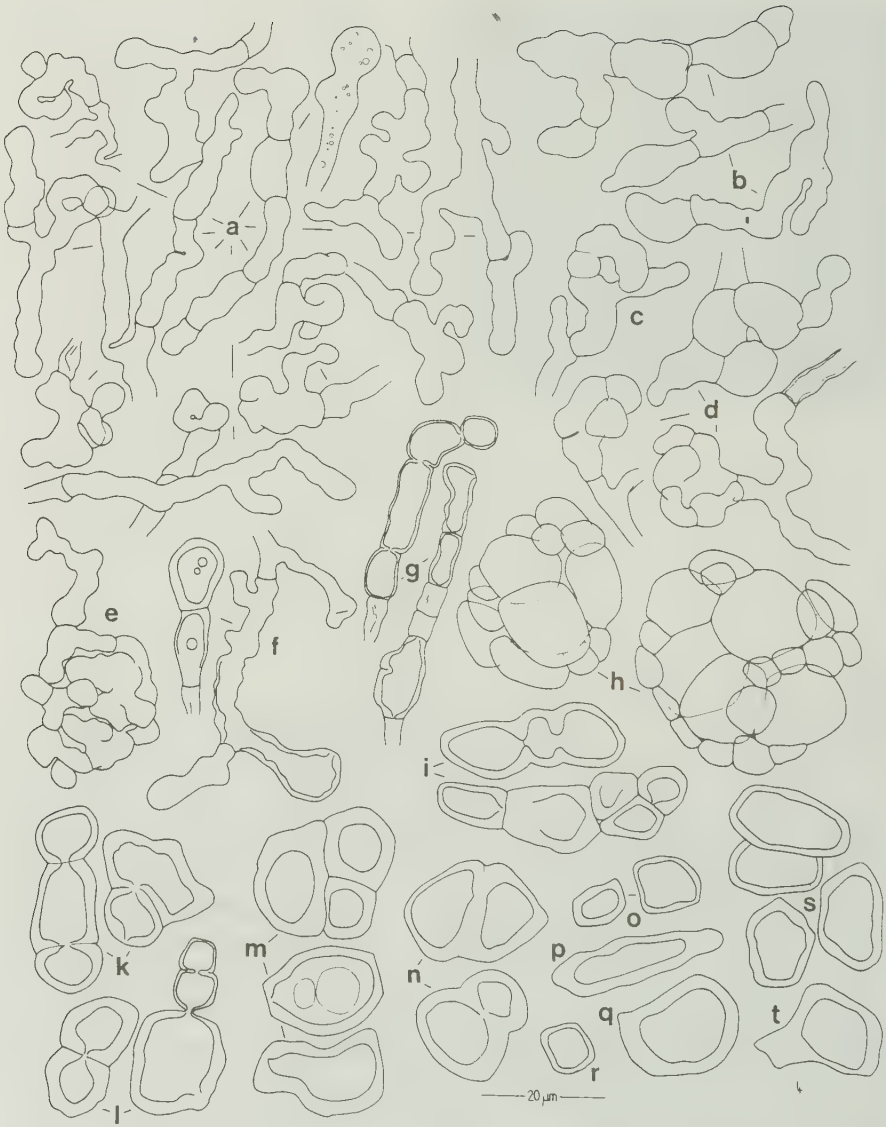


Abb. 53: Ginanniella primulicola - Sporenbildendes Mycel (a-g) und zerquetschte, reife Sporenballen (h-t).

kann sehr groß sein (Abb. 52: schwarze Doppelpfeile). Relativ oft sind im Hyphenverlauf außerdem morphologisch ganz ähnliche Gebilde zu finden (Abb. 52: weiße Pfeile), die an die von KNIEP (1928) beschriebenen kopulierenden Promycelzellen erinnern. Sie sind von ihm als Hufeisenverbindungen bezeichnet worden. Ob die hier Pseudosepten genannten Strukturen im Zusammenhang mit karyologischen Vorgängen stehen, muß vorläufig dahingestellt bleiben.
Zur Sporenbildung übergehendes Mycel ist daran erkenntlich, daß die Hyphen apikal und interkalar unregelmäßig anschwellen, sich zurückkrümmen und um sich selbst winden (Abb. 53a). Die Hyphen sind oft über weite Strecken aufgeblasen (Abb. 53b) und mit ölhaltigem Cytoplasma gefüllt. Ihr Inhalt beginnt sich mit fortschreitender Sporenbildung zu portionieren (Abb. 53c). Die so entstehenden Einheiten werden später durch Septen voneinander getrennt (Abb. 53d). In diesem Stadium bilden die Hyphen bereits kleine, klar abgrenzbare Mycelknäuel (Abb. 53e), in dessen einzelnen Abschnitten schon eine doppelt konturierte Zellwand erkennbar ist (Abb. 53f). Bei vorsichtigem Quetschen dieser Knäuel kann man Hyphen erkennen, deren sämtliche Abschnitte in der Sporenbildung aufgegangen und noch nicht fragmentiert sind (Abb. 53g). Die Verdickung der Zellwand setzt unterschiedlich spät und ungleichmäßig ein. Es können sich schon Sporenballen in ihrer Einheit herausdifferenziert haben, wobei die Einzelsporen weder eine verdickte Zellwand noch eine Braunfärbung aufweisen (Abb. 53h). Sporenballen in jungen Reifestadien haben z. T. noch sehr große Zellen. Diese werden im Laufe der Zellwandverdickung unterteilt; dabei scheint die irisblendenartige Durchschnürung der zu Sporen werdenden Hyphen nicht nur an den bereits vorhandenen Hyphenquerwänden zu erfolgen (Abb. 53i). Der Porusbereich der Septen wird zum Teil oftmals von der einsetzenden Wandverdickung ausgespart (Abb. 53k, l). Doch können auch die Poren im Zuge der Wandauflagerung vollkommen geschlossen werden (Abb. 53m), so daß bei der Reife die Einzelsporen vollständig voneinander getrennt sind und nur eine kleine Einbuchtung in der Zellwand an einen ehemals vorhandenen Porus erinnert (Abb. 53n).

Morphologie der Sporenballen (Abb. 54, Abb. 55, Tabelle 2)

Die Sporenballen sind recht kompakt, lassen sich aber in 10 %-iger KOH leicht zerquetschen. Die Größe der mehr oder minder runden Sporenballen schwankt zwischen 35 µm und 65 µm bzw. 49 µm und 87,5 µm; durchschnittlich messen sie also 51 µm auf 62 µm (Abb. 54a, b). Die Sporen eines Sporenballens sind

untereinander sehr verschieden. Ihre Morphologie variiert von kleinsten und kleinen Formen (Abb. 53o) zu langgestreckten, schmalen (Abb. 53p) und beträchtlich großen (Abb. 53q), von fast kreisrunden (Abb. 53r) zu ovalen (Abb. 53s) bis hin zu polygonalen (Abb. 53t). Ebensowenig festgelegt ist die Dicke der Sporenzellwand; sie reicht von 1 µm über 3,5 bis zu 6 µm. Die in den lichtmikroskopischen Aufnahmen hyalin erscheinenden Sporen am Rand eines Sporenballens (Abb. 54a,b) lassen vermuten, daß die Sporen inter se nicht gleichwertig sind.

Die klare Unterscheidung zwischen plasmatischen und hyalinen Sporen wird durch die Dicke der Zellwand erschwert. Dennoch wurde versucht, den prozentualen Anteil plasmatischer Sporen, d. h. der Hauptsporen, pro Sporenballen zu ermitteln (Tabelle 2).

Anzahl der Sporen pro Sporenballen	plasmatisch	hyalin	proz. Anteil plasmatischer Sporen
53	7	46	ca. 13.2 %
83	11	72	ca. 13,3 %
67	12	55	ca. 17,9 %
75	9	66	12,0 %
70	15	55	ca. 21,4 %
50	4	46	8,0 %
71	11	60	ca. 15,5 %
67	ca. 9,9	57	ca. 14,5 %

Tabelle 2: Ginanniella primulicola – Ungefähre Verteilung von Hauptsporen und Nebensporen/Sporenballen.

Fast reife, aber noch unpigmentierte Sporenballen von Gin. primulicola lassen erkennen, daß jede der Sporen Kerne enthält (Abb. 55). Die Einzelzellen sind meistens dikaryotisch, seltener monokaryotisch. Die Differenzierung in zweierlei Arten von Sporen findet demnach während der letzten Reifungsstadien statt.

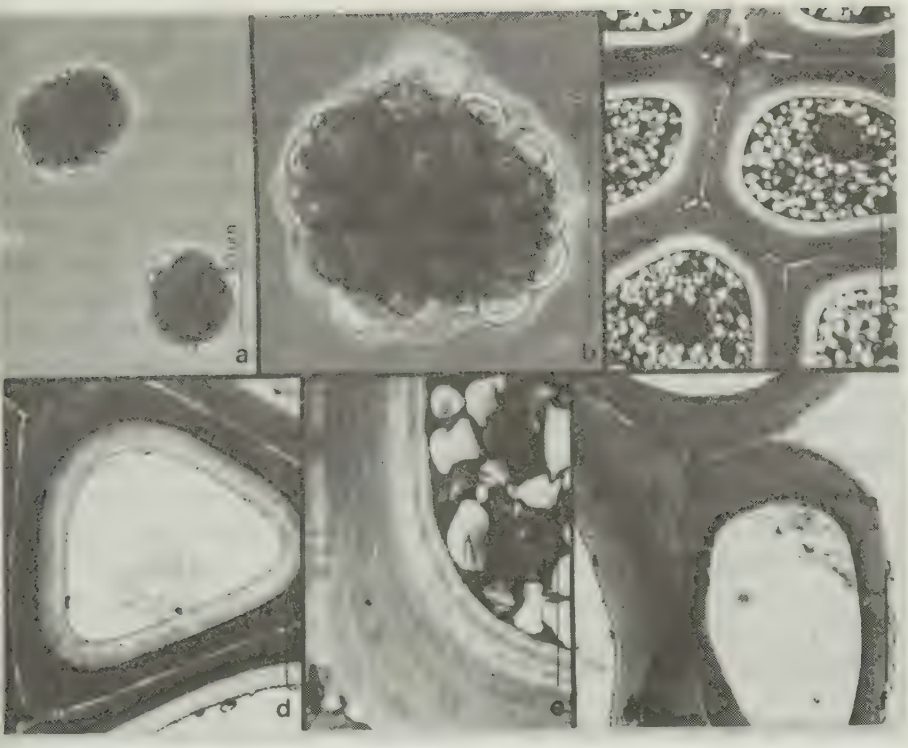


Abb. 54: Ginanniella primulicola - Sporenballen. Die peripheren Sporen erscheinen hyalin (a, b); die Hauptsporen besitzen viel Reservematerial (c) und unterscheiden sich von den Nebensporen durch ihre zweischichtige Zellwand (d, e: W1, W2). Die Wand der Nebensporen ist stets einschichtig (f).

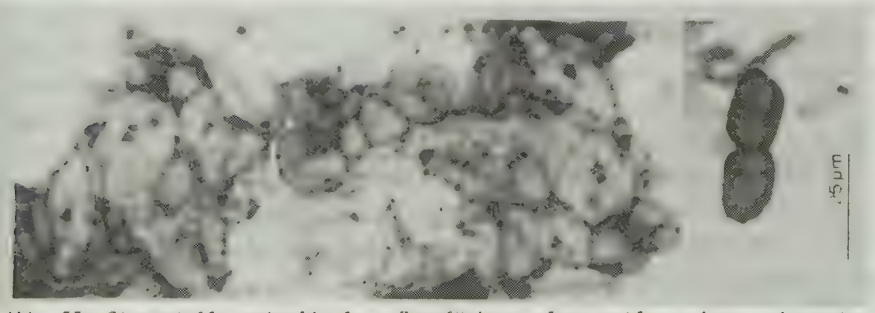


Abb. 55: Ginanniella primulicola - Kernfärbung fast reifer, aber noch unpigmentierter Sporenballen. Die Einzelsporen sind ein- oder zweikernig; auch in späten Stadien der Sporogenese besitzen fast alle Zellen noch Kerne.

TEM-Aufnahmen bestätigen die Ungleichheit der Sporen. Fertile Sporen enthalten ein mit sehr vielen Ölkörpern angereichertes Cytoplasma (Abb. 54c). Sie stoßen mit ihren Zellwänden direkt aneinander. Auch wenn die Hauptsporen ausgekeimt haben, sind sie von den hyalinen Nebensporen u. a. durch das in der Spore zurückbleibende Plasmalemma unterscheidbar (Abb. 54d). Das eigentliche Differentialmerkmal zwischen den beiden Sporenarten ist aber die Schichtung der Sporenwand. Sie besteht bei den Hauptsporen aus zwei Schichten, einer inneren, die sich aus unterschiedlich hellen Lagen zusammensetzt (Abb. 54e: W1) und einer äußeren, die lamelliert und homogen aufgebaut ist (Abb. 54e: W2). Die Dicke der inneren Wandschicht ist konstant, während die der äußeren stark schwankt. Sie entsteht in dieser Form durch den gegenseitigen Druck der Einzelsporen untereinander und bewirkt die polygone Gestalt der Sporen. Die Zellwand der Nebensporen dagegen ist durchgehend einschichtig (Abb. 54f); zudem kann in dieser Art von Sporen im reifen Zustand nie ein Plasmalemma nachgewiesen werden.

Keimung der Sporen (Abb. 56 - Abb. 58)

Frisch gesammelte Sporen keimen auf geeigneten Medien (MYP oder MA) bei 10 Grad Celsius bereits nach 4 Tagen. Bei dem in Abb. 56r dargestellten Sporenballen handelt es sich um einen Semidünnschnitt; die Öffnungen in den Sporen stellen also nicht Keimporen dar, sondern zeigen ausgekeimte Sporen an, deren Promycel bereits kollabiert ist. Bei diesem Sporenballen haben mindestens 5 Sporen ausgekeimt. Pro Sporenballen wurden maximal 7 Promycelien gezählt.
Auf die Art der Keimung , ob Promycel mit Sporidien oder nur Hyphen, hat die Auswahl der Medien offensichtlich keinen grundlegenden Einfluß. Möglicherweise wirkt jedoch Malzagar auf die Sporidienbildung stimulierender als andere Medien.
Die Keimung setzt mit der Bildung eines Promycels ein. Beim Durchtritt durch die Sporenwand reißt diese von innen her auf (Abb. 58a) - das kann an zwei Stellen gleichzeitig erfolgen (Abb. 58c) - und die Wandränder werden vom durchtretenden Promycel auseinandergedrängt (Abb. 85b). Der bis zu 11 um lange Keimschlauch (Abb. 56d) bildet apikal eine unterschiedliche Anzahl von Sporidien aus: eines (Abb. 56a), zwei (Abb. 56b), drei (Abb. 56c), vier (Abb. 56d) oder fünf (Abb. 56e). In den ersten Entwicklungsstadien sind sie noch frei mit dem Promycel verbunden (Abb. 56b, c, d). Plasma und Kerne können ungehindert

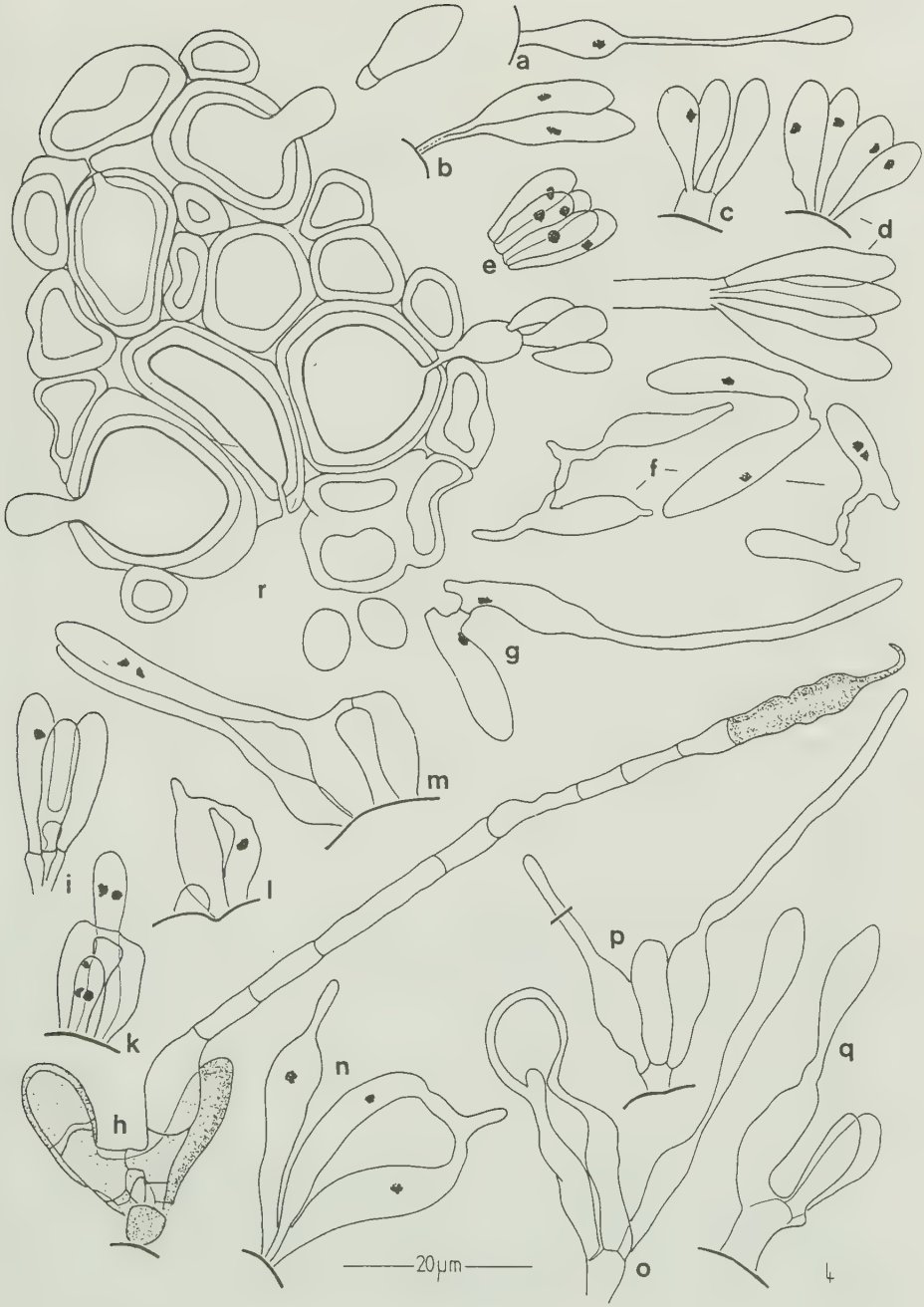
von der Spore in das Promycel und in die Sporidien wandern. Die TEM-Aufnahme (Abb. 58e) zeigt zwei angeschnittene, einkernige Sporidien und ein ebenfalls noch kernhaltiges Promycel. Diese und die folgende Aufnahme f der Abb. 58 lassen eine enteroblastische Entstehung der Sporidien erkennen: die äußeren Schichten der Promycelwand reißen dabei auf, die inneren Zellwandlagen stülpen sich aus. Nur sie bilden schließlich die Sporidienwand (Abb. 58f: Pfeile). Ist die Spore entleert, bildet sich dort, wo das Promycel aus der Spore oder Probasidie heraustritt, ein Rückzugsseptum (Abb. 58g: S). Echte Septen werden dagegen zwischen Promycel und aufsitzenden Sporidien gebildet (Abb. 58h). Sie besitzen einen winzigen Porus (Abb. 58i: Pfeil), dessen Ränder nur leicht aufgewölbt sind. Das Cytoplasma von Promycel und Sporidien weist sehr viel Reservesubstanz auf (Abb. 58, z.B. i: Ök). Nach einer Wachstumsphase können sich die Sporidien als Einheit (Abb. 56e) oder einzeln (Abb. 56f) vom Promycel ablösen. Vor - seltener nach ihrer Ablösung - kopulieren die Sporidien miteinander. Abgelöste Sporidien sind in der Lage, den Kopulationsschlauch an beliebiger Stelle zu bilden (Ab. 56f). Dagegen entsteht er bei Sporidien, die noch dem Promycel aufsitzen, entweder basal (Abb. 56g, h, i) oder apikal (Abb. 56k, l, m). Da die Länge des Kopulationsschlauches zumeist von der räumlichen Distanz der Sporidien untereinander abhängt, kann er beträchtlich lang werden (Abb. 56n, o).

Über den Kopulationsschlauch wandern die Kerne und das Plasma (Abb. 58k) in eine der beiden Sporidien. Rückzugssepten, die in den sich entleerenden Sporidien und in der Kopulationsbrücke gebildet werden, beschleunigen den Übertritt des Cytoplasmas (Abb. 56h, m; Abb. 58l: R). Eine Ausnahme zeigt das in Abb. 56g dargestellte Beispiel. Hier ist in den Kopulationsschlauch bereits ein Septum eingezogen, obwohl noch beide Sporidien Kerne enthalten. Nach der Sporidienkopulation werden, ausgehend von einer Sporidie oder vom Kopulationsschlauch, Hyphen gebildet (Abb. 56h, l, m, n), die dikaryotisch sind (Abb. 56m) oder aber auch Sekundärsporidien abgegliedert. (Abb. 56a, m?, o, q). Die Bildung von Sekundärsporidien wurde jedoch nicht sehr häufig beobachtet. Sporidien, die keinen Kopulationspartner gefunden haben, können entweder mittels einer Hyphe auskeimen (Abb. 56m, n, p) oder in situ erneut Sporidien abgliedern (Abb. 56a, m?, o).

Die bei der Keimung entstandenen Hyphen entwickeln sich wie folgt weiter: jede Zelle einer Hyphe kann als potentieller Kopulationspartner für eine andere Zelle - außer den Nachbarzellen - derselben Hyphe fungieren. Dieses Geschehen ist vor dem Hintergrund zu sehen, daß die Hyphen oder Keimschläuche ein- oder

zweikernig sein können. Im Zuge der Kopulation wachsen lateral entstehende Keimschläuche aufeinander zu und verschmelzen an ihren Enden (Abb. 57a, b). Aus den Kopulationbrücken entwickeln sich wieder neue Hyphen (Abb. 57b, c). Die Auskeimung der Sporen mit Sporidien und Hyphenbildung wird mit der Bildung einer Konidiengeneration fortgesetzt (Abb. 57d - u). Dabei können an den Hyphen gleichzeitig zwei morphologisch und karyologisch verschiedene Arten von Konidien entstehen: 1. kugelig bis birnenförmige, in der Mehrzahl einkernige, die auf kurzen Trägerhyphen meist zu mehreren gebildet werden (Abb. 57d, e, f, g, h). 2. Konidien, die länglich oval sind, in der Regel zweikernig (Abb. 57i, l), seltener einkernig (Abb. 57k) oder dreikernig (Abb. 57m). Der zweite Konidientyp stimmt morphologisch und karyologisch mit den Sekundärkonidien überein, die bei der Keimung der Primärkonidien entstehen. Durch Teilung der Kerne und Septierung gehen aus den länglichen Konidien zwei- und dreizellige Formen mit unterschiedlicher Kernverteilung vor: zweigeteilte Konidien mit ein- (Abb. 57n) oder zweikernigen Zellen (Abb. 57o) und dreigeteilte Konidien mit nur einkernigen Zellen (Abb. 57p) oder mit einer mittleren dikaryotischen Zelle (Abb. 57q). Über die Bildung von Keimschläuchen (Abb. 57r) können nichtbenachbarte, einkernige Zellen Kontakt zueinander aufnehmen (Abb. 57s). In keinem Fall war dies bei der mittleren Zelle zu beobachten, selbst wenn diese einkernig war (Abb. 57p, s). Die genetische Potenz der länglichen, ursprünglich zweikernigen Konidien ermöglicht darüberhinaus die erneute Bildung der Ausgangsstrukturen (Abb. 57t, u). Ähnlich wie bei den Sporidien werden zwischen Konidien, die noch den Trägerhyphen aufsitzen, dünne Verbindungsschläuche gebildet (Abb. 57u).

Abb. 56: Ginanniella primulicola - Keimung der Sporen I. Die Sporen bilden eine unterschiedliche Anzahl von Sporidien (a-e), die entweder nach ihrer Ablösung (f) oder in situ kopulieren (g-0). Sporidien, die nicht zur Kopulation gelangen, wachsen mit Hyphen aus (p) oder bilden Sekundärsporidien (o, q); r: Wiedergabe eines Semidünnschnittes mit fünf ausgekeimten Sporen. Die Öffnungen in den Sporenwänden stellen keine Keimporen dar, sondern die Stellen, an denen das Promycel durch die Zellwand ausgetreten ist.


a
b
c
d
e
f
g
r
m
i
l
k
h
n
p
q
o
4
20µm

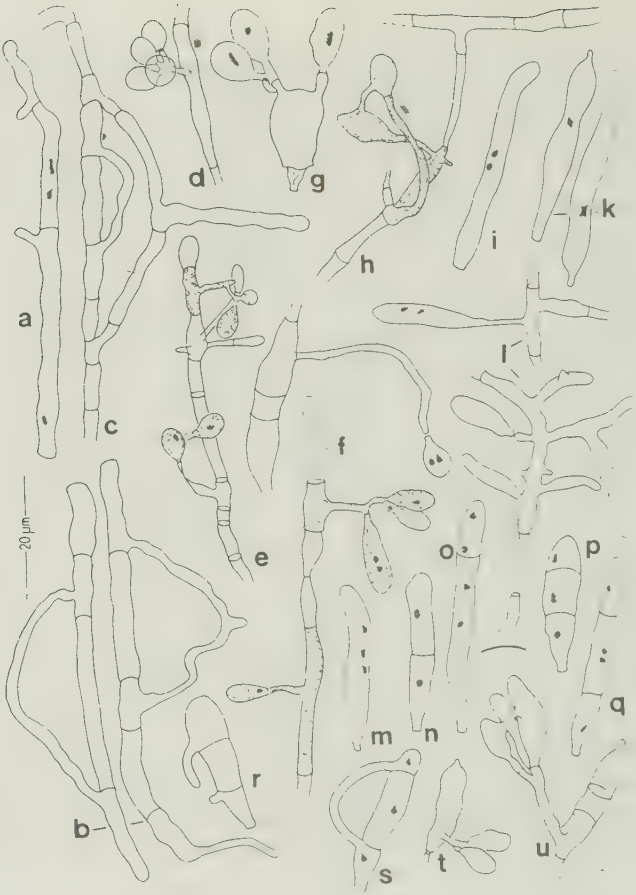


Abb. 57: Ginanniella primulicola - Keimung der Sporen II. Nach Promycel- und Sporidienbildung entstehen Hyphen mit ein- und zweikernigen Zellen (a); Einkernige und nicht-benachbarte Zellen kopulieren miteinander (b); von der Kopulationsbrücke ausgehend bilden sich wieder Hyphen (b, c). An diesen entstehen kugelig-birnenförmige, einkernige (d-h) oder längliche ein- bzw. zweikernige Konidien (i-u); der zweite Konidientyp durchläuft eine spezielle Entwicklung, in deren Verlauf Kernteilungen ablaufen müssen (i-q); gleichzeitig bilden sich Septen; in der Regel entstehen dreiteilige Konidien mit einkernigen Zellen (p) oder mit zwei ein- und einer zweikernigen Zelle (q). Die einkernigen Zellen der länglichen Konidien können miteinander kopulieren (r, s) oder ihresgleichen bilden (t); die entstandenen Konidien kopulieren erneut miteinander, ohne daß eine Septierung erkennbar wäre (u).

Haustorienbildung (Abb. 59)

Die parasitäre Natur von Gin. primulicola findet ihren Ausdruck auf zellulärer Ebene in der Bildung von Haustorien (Abb. 59). Deren Bildung findet nicht nur dort statt, wo sehr viel Mycel anzutreffen ist (etwa Placenta- und Diskusbereich), sondern auch im Griffelgewebe, wo Hyphen weitaus spärlicher verteilt sind. Die in die Zellen eindringenden Hyphen können das Wirtsplasmalemma nicht durchstoßen und sind anfangs auch oft nur von einer relativ dünnen Zellwandschicht des Wirtes ummantelt (Abb. 59a). An der Durchtrittsstelle durch die Zellwand ist die Hyphe meist gar nicht oder nur relativ wenig verengt. Bereits in frühen Infektionsstadien ist eine Reaktion der Wirtszelle insofern bemerkbar, als sich deren Cytoplasma als ein schmaler Belag um die eingedrungene Hyphe konzentriert. Intrazellular wachsen die Hyphen zu einem lappenartig verzweigten Haustorium heran, das unseptiert ist und vom extrazellularen Hyphenbereich in der Regel nicht getrennt wird (Abb. 59b). Am Haustorium fällt zunächst der unregelmäßige Verlauf der Cytoplasmamembran auf. In manchen Bereichen wird die Aufnahme von Vesikeln - welcher Art auch immer - sichtbar (Abb. 59b: schwarze Pfeile). Ein zweiter auffallender Punkt betrifft die große Dicke der Haustorien-Zellwand (Abb. 59b: HZW). Die äußere Begrenzung dieser Zellwand ist zwar gegen die nun folgende extrahaustoriale Matrix nur unscharf abgegrenzt, hebt sich aber doch deutlich von ihr durch ihre hellere Farbe ab (Abb. 59a, b, c). Die extrahaustoriale Matrix, als der Teil zwischen haustorialer Wand und Wirtszellwand bzw. Plasmalemma, zeigt einen charakteristischen Aufbau. Eine ausgeprägte, sich peripher bildende Schicht (Abb. 59a, b, c: B) weist einzelne Bläschen auf, die - ineinander übergehend und zu einzelnen Gruppen zusammengelagert - doch keine durchgehende Schicht bilden. Die Bläschen grenzen nie direkt an die Haustorienzellwand, sondern sind von ihr durch eine zwar schmale, aber doch deutlich wahrnehmbare Grundmatrix getrennt. Von dieser heben sie sich durch eine helle Umgrenzung stets scharf ab.

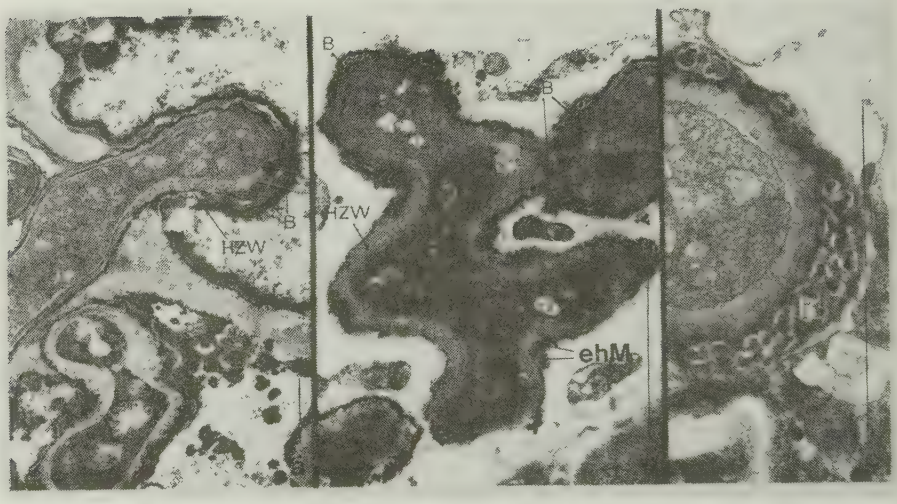


Abb. 59: Ginanniella primulicola - Haustorientyp. Ein eindringende Hyphe bleibt in intakten Zellen stets vom Plasmalemma der Wirtszelle umgeben (a); die extrahaustoriale Matrix ist der Hyphenwand und dem Plasmalemma oder der Zellwand des Wirtes zwischengelagert (b: ehM); in ihren peripheren Bereichen bilden sich charakteristische Bläschen, die aber keine lückenlose Schicht um das Haustorium bilden (c).

Abb. 58: Ginanniella primulicola - Ultrastrukturelle Details der Sporenkeimung. Die Sporenwand wird vom durchtretenden Promycel aufgerissen (a, b), manchmal an zwei Stellen gleichzeitig (c); nach dem enteroblastischen Typ entstehen apikal am Promycel Sporidien (d-f); noch in der Spore kann sich das erste Rückzugsseptum bilden (g); zwischen den Sporidien und dem Promycel bilden sich Septen (h), die einen winzigen Porus besitzen (i); k: Teil eines Kopulationsschlauches, über den bei kopulierenden Sporidien die Kerne und das Plasma wandern; in die sich entleerenden Sporidien werden alsbald Rückzugssepten eingezogen (l: R).

Septentyp (Abb. 60)

Unter natürlichen Bedingungen wachsende Hyphen von Gin. primulicola sind reichlich septiert (vgl. Abb. 52). Ihre Septen weisen einfache Poren auf (Abb. 60). Eine Hyphenquerwand besteht aus hellem Mittelstreifen und zwei beidseitig aufgelagerten Schichten, die sich in der Hyphenwand fortsetzen. Je nach Alter und Fixierungszustand der Zellen ist das Septum gleichmäßig dick (Abb. 60a, b, e), kann sich aber auch rascher (Abb. 60c) oder allmählich gegen den Porus hin verjüngen (Abb. 60d). Der Poruskanal wird von zwei "Doppelmembranen" verschlossen (Abb. 60a, b, c). Dadurch, daß die dem Poruskanal abgewandte Partie der "Doppelmembranen" aufgewölbt ist, könnte man drei eigenständige "Membranen" vermuten (Abb. 60b: Pfeil). Die "Membranen" setzen am leicht abgerundeten Porusrand diesseits und jenseits der Mittellamelle an. An kollabierenden Zellen kann beobachtet werden, daß der Poruskanal durch einen Pfropf verschlossen wird (Abb. 60d, e).

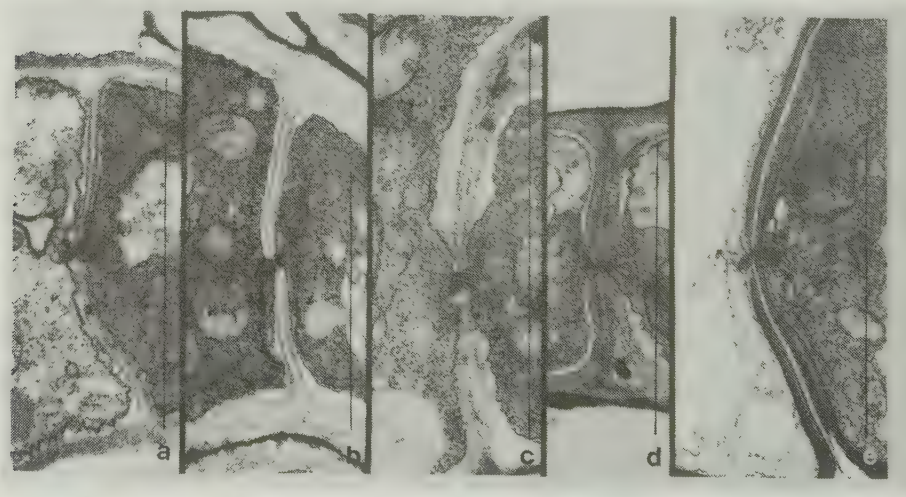


Abb. 60: Ginanniella primulicola - Septenporus. In gut fixierten Zellen ist das Septum nahezu gleich dick (a, b, e); der zentrale Porus wird von zwei "Doppelmembranen" verschlossen (b, c), die auf beiden Seiten der Mittellamelle ansetzen; in vakuolisierenden Zellen ist zu beobachten, daß der Porus durch einen Pfropf verschlossen wird.

Ginanniella trientalis (BERK. & BR.) CIFERRI
(auf Trientalis europaea L.)

Der Europäische Siebenstern, die einzige heimische Art einer insgesamt nur drei Arten umfassenden Gattung, hat sein Hauptverbreitungsgebiet in nördlichen Ländern; in Richtung Süden nimmt die Häufigkeit rasch ab. Die Art kommt von der Ebene bis in die subalpine Stufe der Alpen in Moorwäldern, Dünenmooren, in sandigen Föhrenwäldern und in humosen Fichtenwäldern stets auf kalkarmem Rohhumus-Boden vor. Da befallenes Material nicht selbst gefunden werden konnte, wurde für die Untersuchungen Material aus Schweden verwendet, das teils am Fundort noch in AFE bzw. GA fixiert worden war, teils - durch den relativ langen Transportweg bedingt - getrocknet war. Mit diesem Material ließen sich keine erfolgreichen Keimversuche mehr durchführen. Die Untersuchungen über Gin. trientalis beschränken sich daher auf die nachfolgend aufgeführten Punkte.

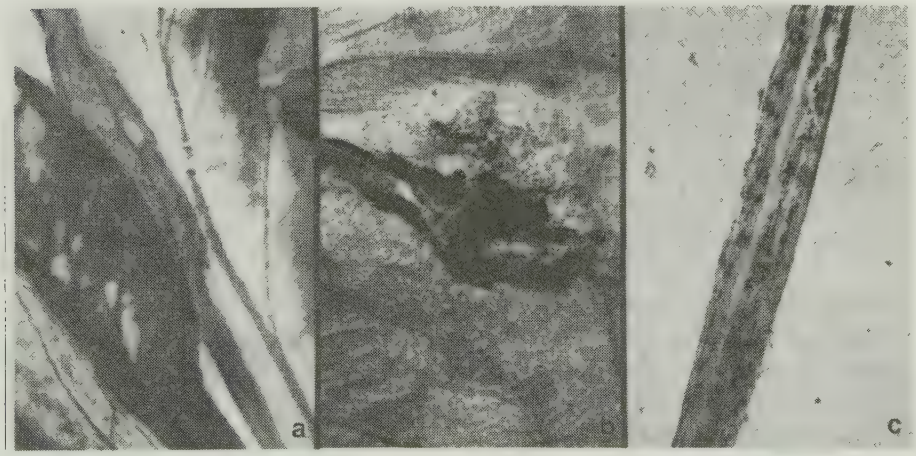


Abb. 61: Ginanniella trientalis - Die Nebenfruchtform ist als weißer Überzug auf der Blattunterseite von Trientalis europaea ausgebildet (a); das Mycel der Konidien geht an Ort und Stelle zur Bildung von Sporenballen über (b); Sporenlager werden aber auch am Stengel ausgebildet (c).

1. Nebenfruchtform

Befallsbild (Abb. 6)

Das makroskopische Erscheinungsbild von Gin. trientalis auf dem Europ. Siebenstern ist recht auffällig. Im Frühjahr aufgesammelte Pflanzen weisen auf der Blattunterseite einen weißen Belag auf: die Konidiengeneration (Abb. 61a). Mit fortschreitender Jahreszeit tritt hier die Konidienphase mehr und mehr zugunsten der Sporengeneration zurück (Abb. 64b). Gleichzeitig werden am Stengel durch die Epidermis durchscheinende Flecken sichtbar. Es handelt sich dabei ebenfalls um Lager von Sporenballen (Abb. 61c). Die Sporenlager von Gin. trientalis sind mit durchschnittlich 4 mm Länge und 2 mm Breite relativ klein. Wenn sie sich jedoch entlang der Blattnerven erstrecken, können sie eine Länge von mehreren Zentimetern erreichen.

Abb. 64: Ginanniella trientalis - Die Konidienträger sind relativ spärlich verzweigt und septiert; apikal gliedern sie durch Einziehen eines Septums die länglichen und birnenförmigen Konidien ab.

Konidienbildung (Abb. 62 - Abb. 65)

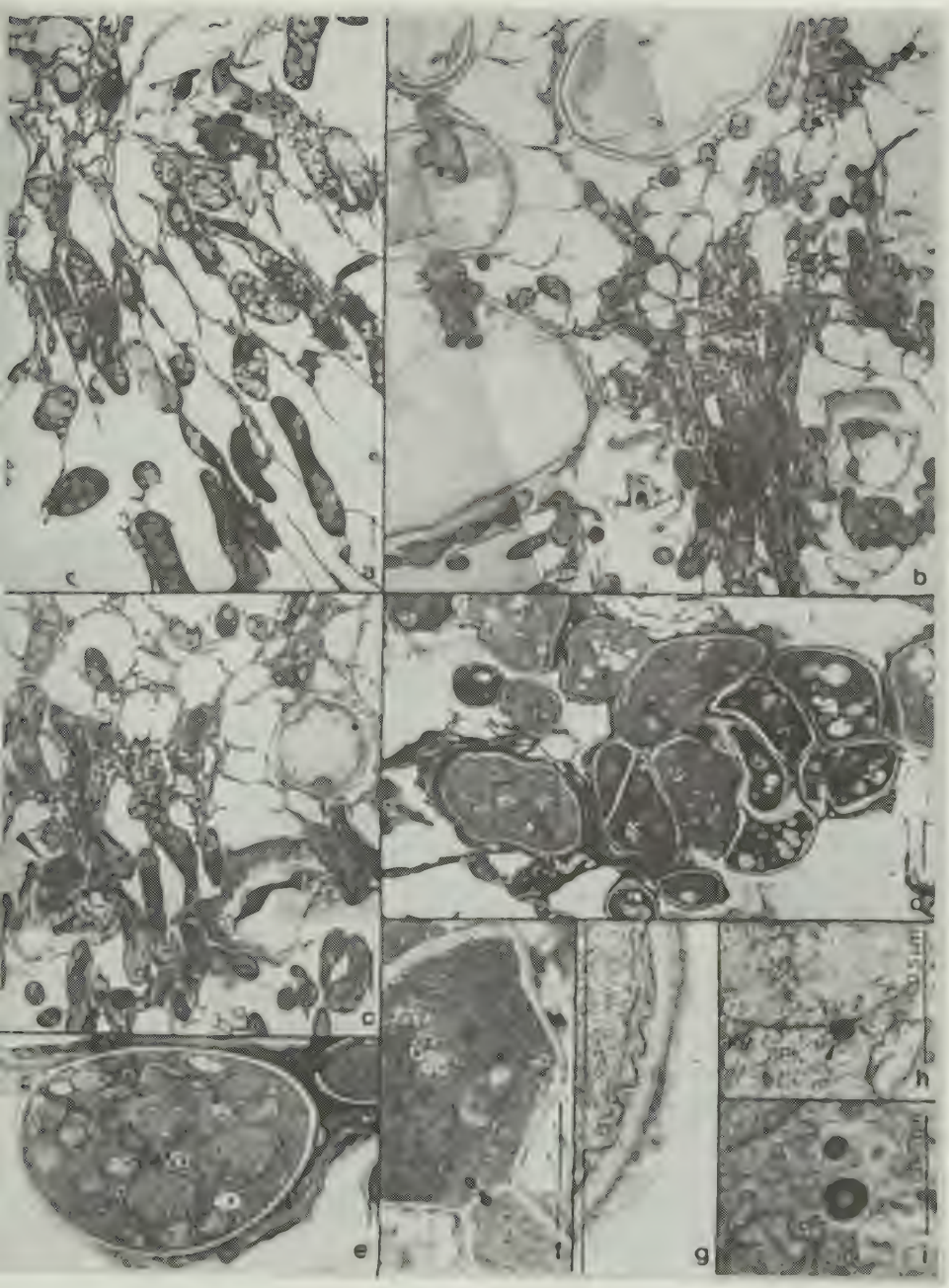
Die konidienbildenden Hyphen ziehen sich über die ganze Blattunterseite als dichtes, weißes Geflecht hinweg. Dabei bleiben die Blattnerven stets sichtbar. Gänzlich frei von Konidienlagern erweisen sich die Blattoberseite, der gesamte Stengel und der Blütenbereich. Die konidiogenen Hyphen brechen zwischen den Epidermiszellen nach außen durch (Abb. 62a) und breiten sich von dort in allen Richtungen aus. Sie sind dicht plasmatisch, spärlich septiert und selten verzweigt (Abb. 62a, Abb. 63). Ihre Breite schwankt zwischen 2 und 3 µm. In apikaler Richtung laufen die Hyphen leicht konisch zu, um schließlich an der späteren Abgliederungsstelle der Koniden den geringsten Durchmesser zu erreichen (Abb. 64). Mittels eines Septums wird die Konidie schließlich von ihrer Trägerhyphe abgeschnürt (Abb. 64: dunkle Pfeile, Abb. 65c). Wenn überhaupt unterscheidbar, sitzen die Konidien der konidiogenen Hyphe nicht mit der zugespitzten Seite auf. Nach der Abgliederung ist dies noch an einem kleinen Absatz an der Konidie sichtbar. Der cytoplasmatische Inhalt einer Hyphe wird mit der Abschnürung nur einer Konidie nicht ganz aufgebraucht. Vor Einsetzen dieses Prozesses sind die konidiogenen Hyphen apikal abgerundet (Abb. 63: helle Pfeile). Nach der Abgliederung kennzeichnet die betreffenden Hyphen apikal eine dunkle Stelle (Abb. 63: dunkle Pfeile). In der Regel sind die konidiogenen Hyphen über die gesamte Länge plasmatisch. Eine wiederholte Konidienabschnürung kann nicht ausgeschlossen werden. Hier und da sichtbare kollabierte Hyphenreste dokumentieren, daß ein kleinerer Teil der Hyphe in der Konidienbildung aufgeht (Abb. 63: Doppelpfeil, Abb. 64: heller Pfeil). Dieser Vorgang potenziert sich, so daß in älteren Konidienlagern sich sehr viel kollabiertes Material zwischen den plasmatischen Hyphen befindet (Abb. 62b).

Einschub: In Aufsammlungen, die aus zwei aufeinanderfolgenden Jahren stammten, konnte jedes Mal zwischen den Hyphen von Ginanniella trientalis ein Ascomycet gefunden werden. Zum einen befand er sich zwischen den konidienbildenden Hyphen von Gin. trientalis, die gerade zwischen den Epidermiszellen hervorbrechen (Abb. 62c: Pfeil). Zu diesem Zeitpunkt sind die Hyphen dieses Organismus nur spärlich vorhanden. Er scheint sich erst in späteren Befallsstadien verstärkt auszubreiten, wenn nämlich schon fast reife Sporen vorhanden sind und Teile des Wirtsgewebes bereits kollabiert sind (Abb. 62d). Eine Interaktion zwischen den Hyphen von Gin. trientalis und denen des Ascomyceten konnte nicht

festgestellt werden, ebensowenig ließ sich bei diesem Organismus Haustorienbildung feststellen. Daß es sich tatsächlich um einen Ascomyceten handelt, dokumentieren die drei- und mehrkernigen Hyphen (Abb. 62e) in Verbindung mit einem für die Klasse der Ascomycetes typischen Septenporus: das Auftreten von WORONIN-Körpern (Abb. 62f). In gleichem Maße sprechen für einen Ascomyceten die in einen breiten hellen und einen schmalen dunkleren Bereich unterteilte Zellwand (Abb. 62g). In den Hyphen treten sogenannte "konzentrische Ringe" auf, die zumindest nicht für Basidiomyceten typisch sein dürften (Abb. 62h). Meistens besitzen sie ein helles Zentrum, das keinerlei Untergliederung erkennen läßt. Der Ring wird schließlich - wenigstens zum Teil - von Tubuli-artigen Strukturen gebildet (Abb. 62h: Pfeile). In der folgenden Aufnahme wurde ein Teil eines Spindelpolkörper angeschnitten (Abb. 62i: SPK). Er liegt in dieser Schnittebene und in diesem Zustand deutlich außerhalb der intakten Kernmembran (Abb. 62: helle Pfeile).

Feinstrukturelle Aufnahmen konidienbildender Hyphen von Ginanniella trientalis zeigen, daß diese dikaryotisch sind (Abb. 65a, b, g). Eng zusammengepreßt oder mehr oder weniger weit voneinander entfernt , können sich die Kerne in jedem Hyphenabschnitt befinden. Verschiedene Abgliederungsstadien, wie sie unter Abb. 65b, c, d dargestellt sind, lassen eine holoblastische Entstehungsweise der Konidien vermuten. Eine gemeinsame Zellwandschicht (Abb. 65b: Pfeile) verbindet konidiogene Hyphe und Konidie in statu nascendi. Zum Zeitpunkt der Septenbildung ist am deutlichsten zu sehen, daß die Wandschichten der Hyphe auch die der Konidie sind (Abb. 65c). Im abfunktionierten Zustand ist eine aufgerissene äußere Zellwandschicht von einer inneren, bereits wieder geschlossenen unterscheidbar (Abb. 65d). Nicht ganz median gelegene Schnitte zeigen am apikalen Hyphenende eine kleine Ausstülpung als frühere Ansatzstelle der Konidie oder einen mehr oder weniger geraden Abschluß dort, wo das Septum gebildet worden war (Abb. 65e). Kollabierte Huyphenreste sind im apikalen (Abb. 65f) ebenso wie im basalen Hyphenbereich (Abb. 65g) zu finden.

Abb. 62: Ginanniella trientalis - Konidienlager auf der Blattunterseite von Trientalis europaea; die Hyphen brechen zwischen den Epidermiszellen hervor (a-b) und breiten sich nach allen Richtungen aus; zwischen den Hyphen des Brandpilzes befinden sich die eines Ascomyceten (c: Pfeil); diese Hyphen besitzen konzentrische Ringe (d, e, h: Pfeile), einen Ascomyceten-Porus (f) und eine Ascomyceten-Zellwand (g); f: Teil eines Spindelpolkörpers (SPK).



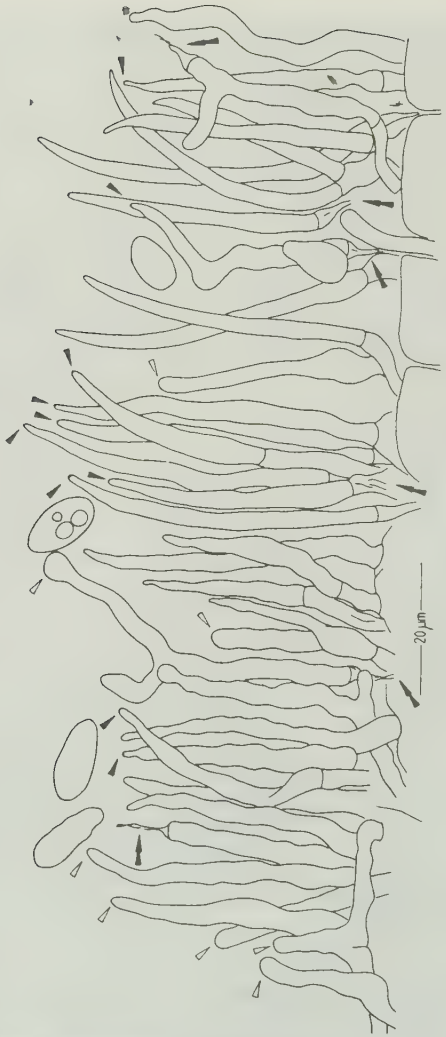


Abb. 63: Ginanniella trientalis - Konidienbildung an einfachen, zumeist unverzweigten Konidienträgern; ein Teil der Wirtsepidermiszellen ist am seitlichen Bildrand noch sichtbar; die Konidienträger laufen apikal leicht konisch zu und sind sparsam septiert; vor der Konidienabgliederung sind die Hyphen abgerundet (helle Pfeile), während sie nach der Abschnürung durch einen dunkel scheinenden Fleck gekennzeichnet sind (dunkle Pfeile); kollabierte Hyphenreste sind in frühen Stadien der Konidienbildung nicht häufig.

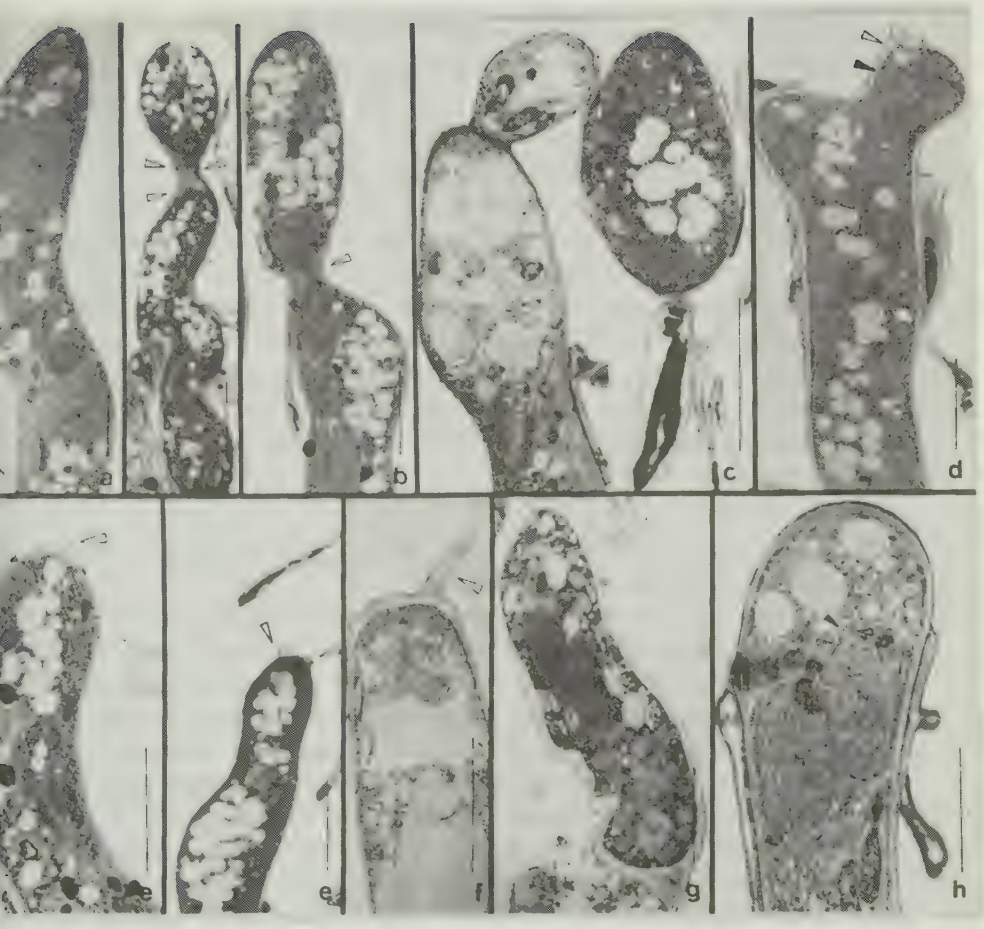


Abb. 65: Ginanniella trientalis - Feinstrukturelle Details der Konidienbildung. Die konidiogenen Hyphen sind dikaryotisch (a) und gliedern apikal nach dem holoblastischen Typ längliche Konidien ab (b); durch Septen werden die Konidien von der weiterhin plasmatischen Trägerhyphe abgegliedert (c); an den Abbruchstellen bleibt ein kleiner Absatz zurück (d, e); oftmals kennzeichnet auch ein apikal zurückbleibender kollabierter Hyphenrest, daß dort bereits Konidien abgegliedert worden waren; gelegentlich lassen die Konidienträger auch basal kollabierte Hyphenabschnitte erkennen; zur Erklärung von Aufnahme h siehe Text.

Eine ungewöhnliche Besonderheit wies der Kern eines Dikaryons in einer konidienbildenden Hyphe auf (Abb. 65h). Obwohl nicht bekannt ist, ob es sich hierbei um ein Artefakt handelt oder um ein karyologisches Phänomen, wird der betreffende Zustand kurz beschrieben. Im Nucleolusbereich war der Verlauf der Kernmembran nicht mehr verfolgbar. Unmittelbar angrenzend klappte die wieder deutlich sichtbare Kernmembran nach außen auf (Abb. 65h: helle Pfeile). Das Pendant des aufgeklappten Teiles stellt eine Art Deckel dar, der ursprünglich vermutlich nicht mit der Kernmembran in Verbindung stand; der Deckel ist kompliziert aufgebaut: die innere Kernmembran bildet die innere Deckelbegrenzung, während an die äußere Kernmembran in diesem Bereich nochmals eine Membran angeheftet ist (Abb. 65h: dunkler Pfeil). Die rechte Kernmembran stützt pfeilerartig ein abgelöstes Membranstück, das am linken oberen Teil möglicherweise erkennen läßt, daß es sich hierbei ebenfalls um eine Doppelmembran gehandelt haben könnte.

Morphologie der Konidien (Abb. 66, Abb. 67)

Die Konidien von Gin. trientalis haben eine leicht birnenförnige Gestalt. Basal - von der Trägerhyphe aus gesehen - sind sie bis zu 7 µm breit und verjüngen sich dann zur Spitze hin, mal deutlicher ausgeprägt (Abb. 66a), mal kaum merklich (Abb. 66b, vgl. Abb. 67b). Die ehemalige Ansatzstelle an der Trägerhyphe ist zuweilen noch an einem kleinen Absatz erkennbar (Abb. 66c, Abb. 67d). Die Konidien sind meist zweikernig (Abb. 66d, Abb. 67b), ab und zu einkernig (Abb. 67e). Ihre Größe variiert in Länge und Breite zwischen 7,0 und 14 bzw. 4,5 und 7 µm; im Mittel messen sie ca. 12 auf 6 µm. Die konidienbildenden Hyphen sind zweikernig (Abb. 67a). Die reifen Konidien besitzen viel Reservesubstanzen und zahlreiche Mitochondrien (Abb. 67b). Ihre Zellwand besteht aus zwei Schichten (Abb. 67c). Auf das Plasmalemma (Abb. 67c: Pl) folgt eine breitere, homogen erscheinende Schicht (Abb. 67c: Wl). Die äußere Begrenzung wird von einer schmalen, dunkleren Lage gebildet, die ungleichmäßig dick und wellig ist (Abb. 67c: W2). Günstig liegende Schnitte lassen gut die Abbruchstellen an den Konidien erkennen. An diesen Stellen kommt die Zweischichtigkeit der Zellwand deutlich zum Vorschein (Abb. 67d). Die innere Schicht (Abb. 67c, d: Wl) bleibt unversehrt, die äußere Lage (Abb. 67d: W2) kennzeichnet als kragenförmiges Gebilde die Abgliederungsstelle. Die Lage der beiden Schichten weist auf eine holoblastische Entstehung der Konidien hin.

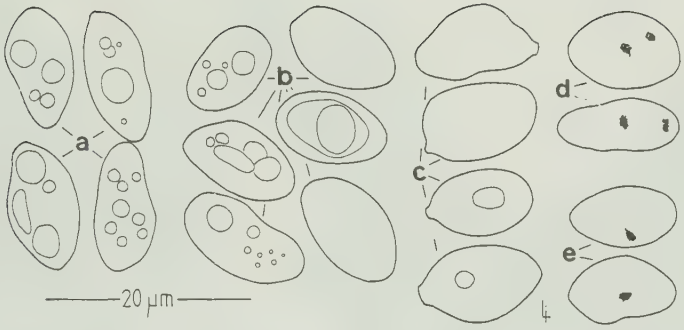


Abb. 66: Ginanniella trientalis - Morphologie und Karyologie der Konidien. Diese sind länglich, birnenförmig (a, b); ein kleiner Absatz kennzeichnet die Ansatzstelle an der Trägerhyphe (c); d, e: zwei- und einkernige Konidien.

Keimung der Konidien (Abb. 68, Abb. 69)

Wie schon erwähnt blieben Keimungsversuche mit Konidien und Sporenballen von Gin. trientalis erfolglos, da das Material stark angetrocknet war (vgl. WORONIN 1882). Jedoch keimen die Konidien unter natürlichen Bedingungen bereits auf den Blättern von Trientalis europaea aus. Die dort aufgefundenen Stadien sind in Abb. 68 dargestellt. Bei der Keimung wird apikal oder lateral ein Keimschlauch gebildet (Abb. 68a, b), der mittels eines Septums von der Konidie

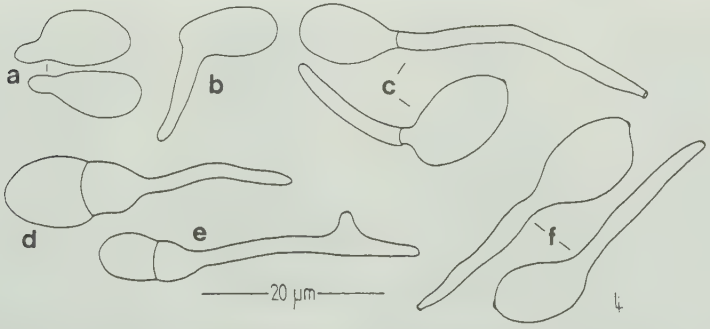


Abb. 68: Ginanniella trientalis - Die Konidien bilden noch auf den Blättern apikal oder lateral (a, b) kurze Keimschläuche, die basal durch ein Septum von der Konidie abgegliedert werden (c).

Abb. 67: Ginanniella trientalis - Die Konidienträger sind dikaryotisch (a), ebenso die Konidien (b); sie besitzen eine zweischichtige Zellwand (c: W1, W2); an manchen Konidien ist noch die Abgliederungsstelle zu erkennen (d), die vor allem von der äußeren, dann abstehenden Wandschicht gebildet wird.

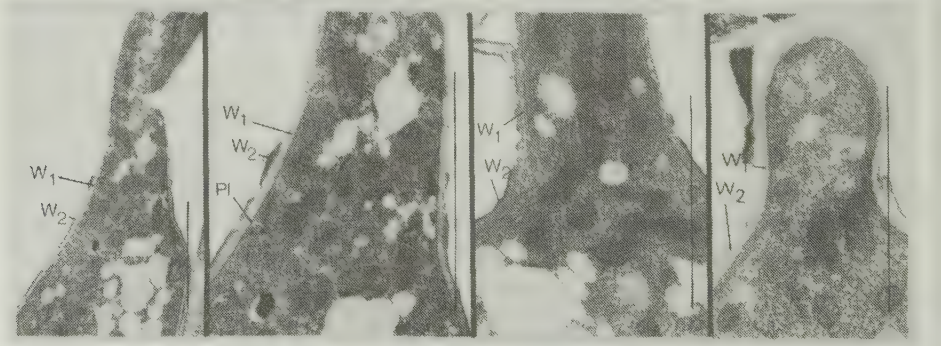


Abb. 69: Ginanniella trientalis - Ultrastruktur ausgekeimter Konidien; die innere Wandschicht geht nahtlos in die des Keimschlauches über.

abgetrennt werden kann (Abb. 68c). Auch in der Konidie kann eine Querwand eingezogen werden (Abb. 68d, e). Es war nicht sicher zu entscheiden, ob es sich hierbei um ein echtes Septum oder um ein Rückzugsseptum handelt. Verzweigungen des Keimschlauches scheinen selten aufzutreten (Abb. 68e); aufgrund einiger Stadien (Abb. 68c, f) kann nicht ausgeschlossen werden, daß die Keimschläuche apikal wiederum Strukturen, vielleicht Konidien, abgliedern können. Abb. 69 gibt die Ultrastruktur einer ausgekeimten zweikernigen Konidie wieder. Bei der Auskeimung druchstößt der Keimschlauch die schmale, äußere Konidienwandschicht; die breitere, innere Zellwandlage stülpt sich aus und geht nahtlos in die Wandung des Keimschlauches über. Keimende Konidien weisen sehr viel Reservesubstanzen und Mitochondrien auf.

Mycel (Abb. 70, Abb. 71)

Die Hyphen von Gin. trientalis sind reich verzweigt und unregelmäßig septiert (Abb. 70). Seitenhyphen können zu mehreren nahe beieinander entspringen (Abb. 70). Als oft recht unförmige Aussackungen entstehen sie überall (Abb. 70). Die Seitenhyphen müssen nicht zwangsweise in der Nähe von Septen entstehen. An den Verzweigungsstellen treten oftmals Strukturen auf, die eine frappante Ähnlichkeit mit Schnallen haben (Abb. 70: schwarze Pfeile; Abb. 71a, b; Abb. 72: schwarze Pfeile). Im zentralen Bereich dieser Pseudoschnallen ist oft eine deutliche Aussparung (Abb. 71b), mindestens aber eine kleine dunklere Stelle sichtbar (Abb. 71a). Dies ist in vielen Fällen bereits im LM erkennbar (Beispiele in Abb. 70 und Abb. 72). Der lateral auswachsende Hyphenast (Abb. 71a: großer Pfeil) ist an der Stelle des Septenansatzes durch eine gemeinsame Wand mit der restlichen Hyphe verbunden (Abb. 71a: kleiner, schwarzer Pfeil). Die beiden in einem Winkel von 90 Grad zueinander stehenden Septen sind zwar unterschiedlich stark, aber in der Substruktur gleich aufgebaut. Es ist jeweils eine Mittellamelle vorhanden mit beiderseits aufgelagerten Zellwandschichten, deren divergierende Größe den unterschiedlichen Eindruck entstehen läßt. Bei anderen schnallenähnlichen Strukturen ist zentral eine sehr viel deutlichere Aussparung zu sehen (Abb. 71b). Sie entsteht dadurch, daß die die Mittellamelle flankierenden Zellwandschichten auseinanderweichen. Die Mittellamelle selbst in diesem Bereich ist unterbrochen. Im LM sind darüberhinaus Pseudosepten als Charakteristikum der Hyphenmorphologie erkennbar (Abb. 70: helle Pfeile). Diese Septen springen nur halb ins Hypheninnere vor und bewir-

ken eine Aufwölbung der dem Septenansatz gegenüberliegenden Zellwand. Die Substruktur der Pseudosepten ist die gleiche wie die der normalen Septen (Abb. 71c). Das apikale Ende des Septums ist ampullenförmig durch Verdickung der Zellwand erweitert. Im LM betrachtet, entsteht vereinzelt der Eindruck, als ob die ein Pseudoseptum bildenden Zellwände nicht ganz zusammenstoßen würden. Als Pseudosepten-ähnlich erweisen sich Einfaltungen der Hyphenwände (Abb. 71d), die aber nur dann entstehen, wenn eine Hyphe am geraden Wachstum gehindert wird. Gelegentlich kann an den Hyphen von Gin. trientalis Anastomosenbildung beobachtet werden (Abb. 70: Doppelpfeil).

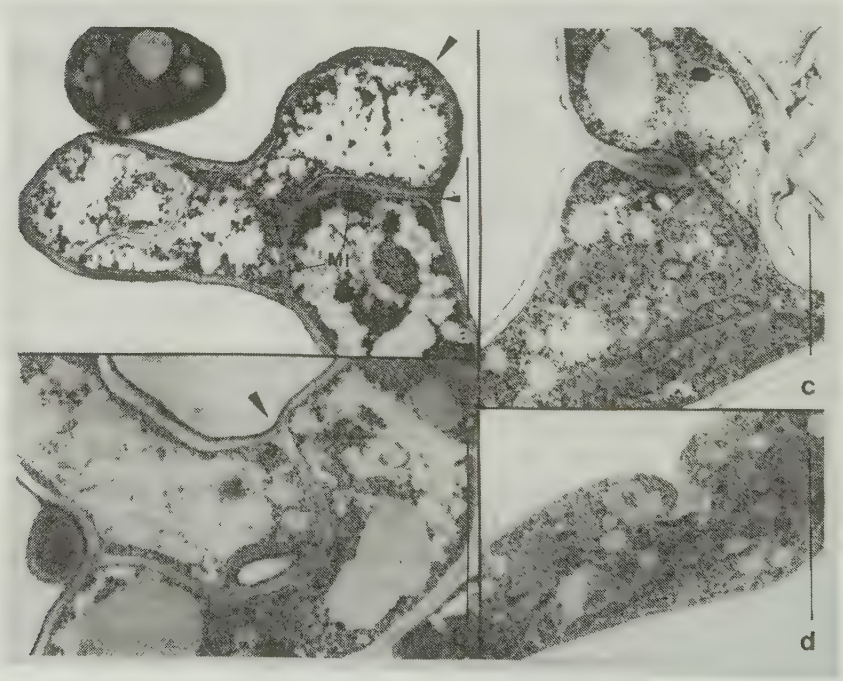


Abb. 71: Ginanniella trientalis - Feinstruktur der Hyphen. Die Pseudoschnallen sind recht unterschiedlich strukturiert (a, b), besonders was die zentrale Aussparung betrifft und bei Bsp. a die Dicke der Septen; Pseudosepten unterscheiden sich mit ihrer kuppelförmigen Erweiterung im Apikalbereich (c) deutlich von Einfaltungen der seitlichen Hyphenwand (d)

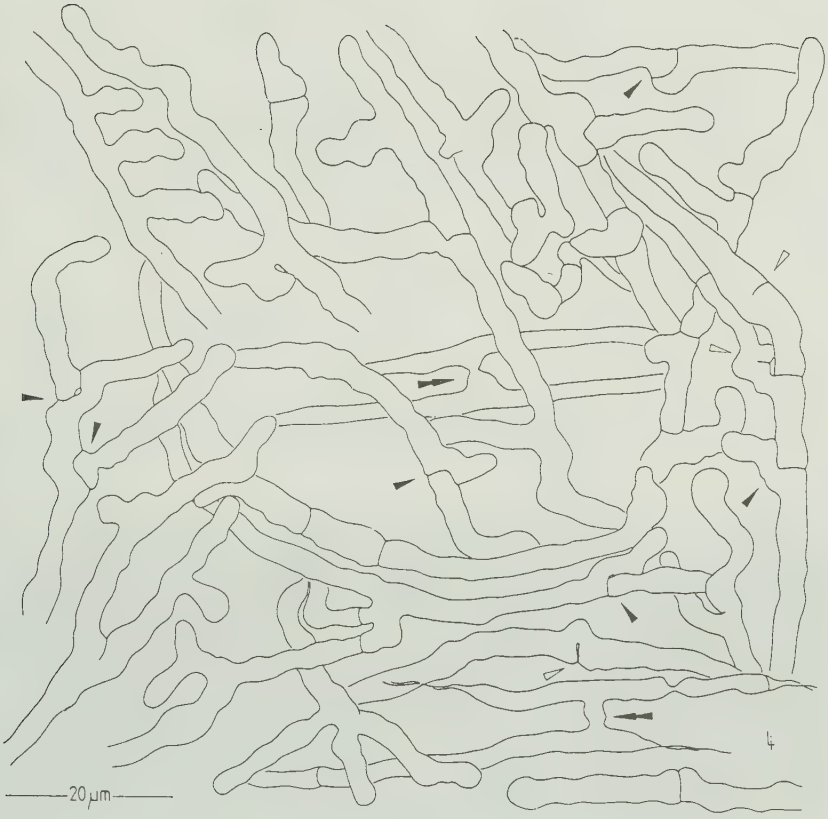
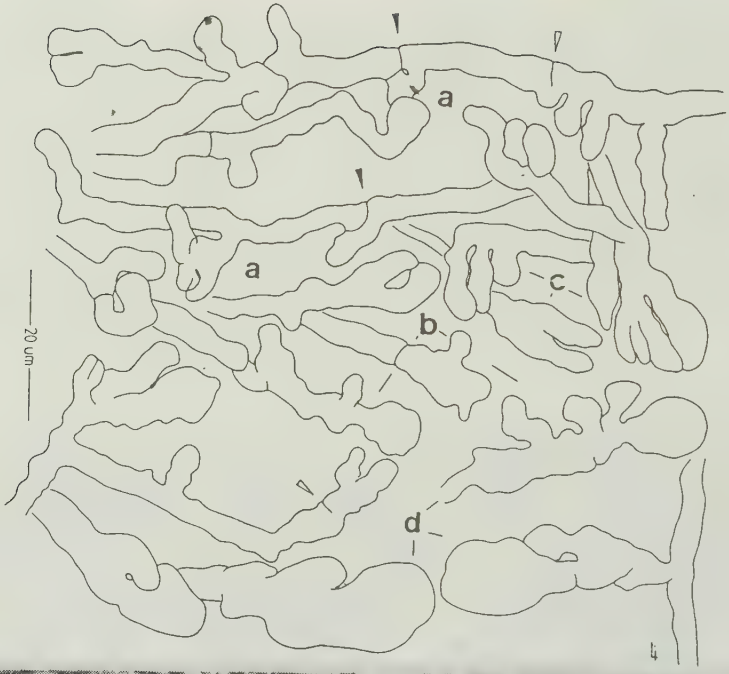


Abb. 70: Ginanniella trientalis - Mycel vor der Sporenbildung. Die Hyphen sind gleichmäßig breit und weisen als Charakteristikum Pseudoschnallen (dunkle Pfeile) und Pseudosepten auf (helle Pfeile); gelegentlich anastomisieren die Hyphen miteinander (Doppelpfeile).



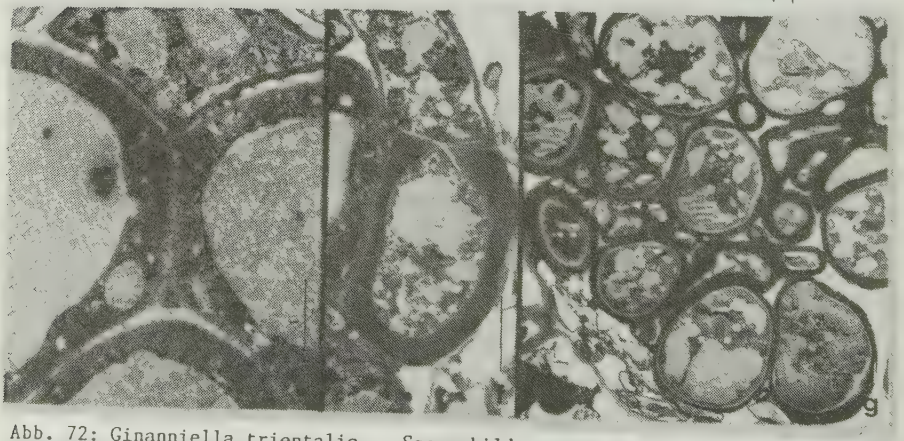


Abb. 72: Ginanniella trientalis - Sporenbildung. Sporogene Hyphen schwellen unregelmäßig an (a, b) und bilden viele, oft sehr nahe beieinanderliegende Seitenhyphen aus (c, d). Die zu Hauptsporen werdenden Zellen enthalten große Ölkörper (e, g); im Gegensatz dazu fehlen sie bei den Nebensporen, deren plasmatischer Inhalt degeneriert (f); in den erst lose miteinander verbundenen Sporen setzt hier bereits die Differenzierung in Haupt- und Nebensporen ein.

2. Die Hauptfruchtform

Zwischen der Ausbildung der Konidien und dem Auftreten der Hauptfruchform liegt eine nur geringfügige räumliche Trennung. Dasselbe Mycel, das an der Blattunterseite Konidien abschnürt, geht eine oder zwei Zellschichten tiefer zur Bildung von Sporenballen über. Die einzelnen Sporenlager werden über das ganze Gewebe verteilt angelegt. Durch Aufbrechen der Epidermis werden sie bei ihrer Reife freigesetzt. Im Stengel sind sporenbildende Hyphen außerhalb und innerhalb des bei Trientalis europaea auftretenden Sklerenchymringes vorhanden.

Bildung der Sporenballen (Abb. 72)

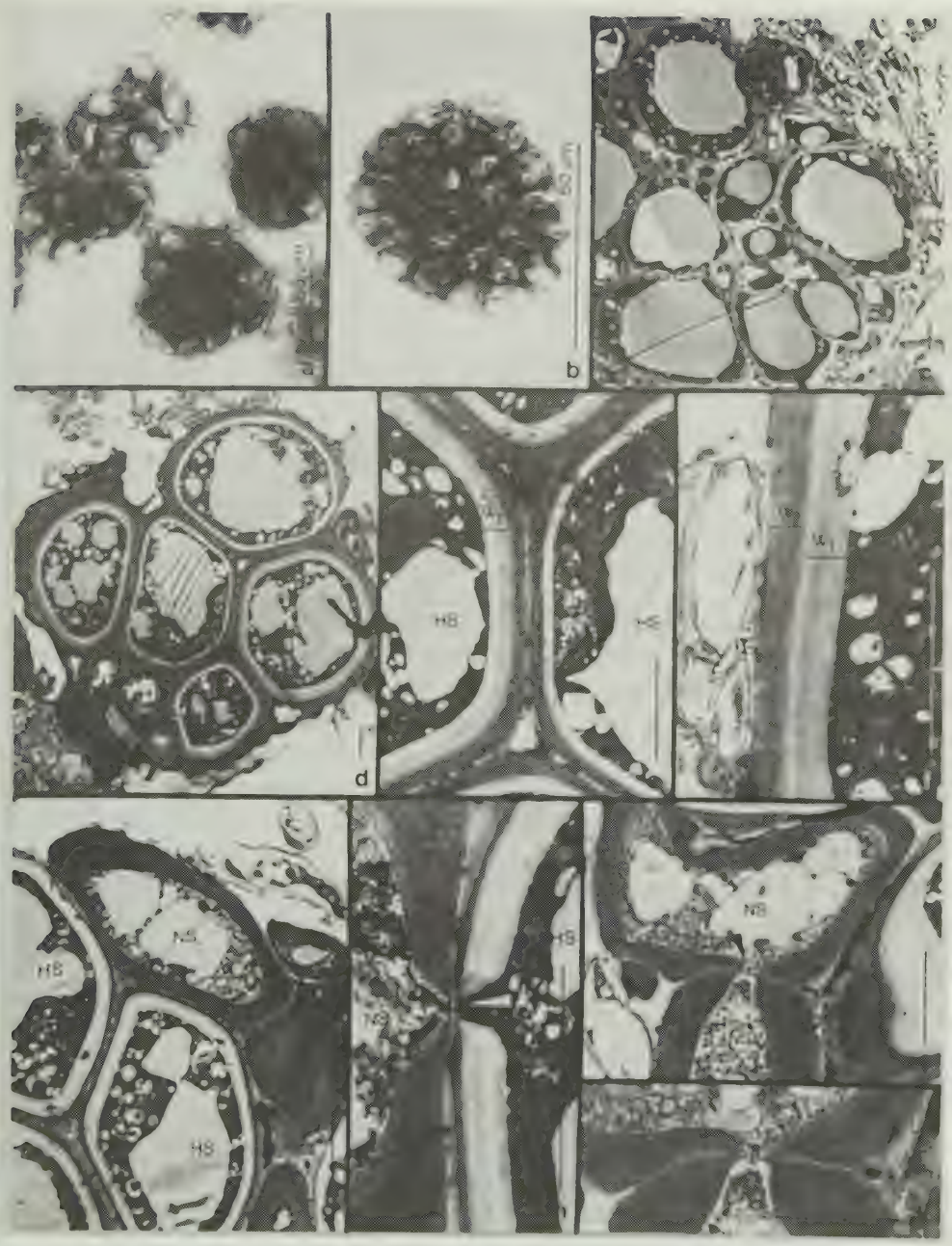
Sporenbildende Hyphen sind an ihrer unterschiedlichen Breite erkennbar (Abb. 72). Die einzelnen Hyphen besitzen unförmige Aussackungen an mehreren Stellen (Abb. 72a); sie können dadurch bis auf ein Vielfaches ihrer ursprünglichen Größe anschwellen (Abb. 72b). Nebeneinanderliegende Seitenhyphen (Abb. 72c) können auf dieselbe Art ballonartige, in sich geschlossene Einheiten (Abb. 72d) bilden. Durch Einkrümmung und Verschlingen der Hyphen miteinander entstehen umfangreiche Mycelknäuel, die mehr und mehr in ihrem Inneren große Zellen erkennen lassen. Diese zentral gelegenen Zellen nehmen rasch an Zahl zu. Ob dies durch Teilung der vorhandenen jungen Sporen passiert oder dadurch, daß neue Hyphenabschnitte anschwellen, kann bei der Dichte des Geflechtes nicht mehr festgestellt werden. Im TEM erweisen sich diese Zellen zunächst als dünnwandig und mit einem großen Ölkörper versehen (Abb. 72e). Bereits in diesem frühen Stadium der Sporenbildung sind die asporogenen Hyphen deutlich an ihrem weniger dichten und Desorganisationserscheinungen aufweisenden Plasma erkenntlich (Abb. 72e: Pfeil). In weiter fortgeschrittenen Stadien ist die Unterscheidung durch Ausbleiben der Zellwandverdickung noch markanter (Ab. 72f). Obwohl sich die einzelnen Sporen noch nicht zu einem kompakten Sporenballen zusammengeschlossen haben, ist schon eine Differenzierung in Hauptsporen und Nebensporen erkennbar (Abb. 72g, vgl. hierzu Abb. 74g, h, i, k).

Morphologie der Sporenballen (Abb. 73, Abb. 74)

Die reifen Sporenballen haben eine dunkelbraune Farbe und sind mehr oder weniger kugelförmig. Ihr Durchmesser schwankt zwischen 35 - 70 µm und 25 - 66 µm. Im Schnitt messen die Sporenballen 56,5 auf 50 µm. Sie sind sehr kompakt aufgebaut (Abb. 74a, b). Die einzelnen Sporen lassen sich nur schwer und unvollständig voneinander trennen. Bei vorsichtigem Quetschen werden zunächst dickwandige, pigmentierte, große Sporen sichtbar, die in eine z. T. formlose, mycelfarbene Masse eingebettet sind (Abb. 73a). Wird der Druck verstärkt, dann lösen sich die großen pigmentierten Hauptsporen voneinander. Ihnen bleiben die kleineren, unpigmentierten, oft keine feste Gestalt besitzenden Nebensporen anhaften (Abb. 73b). Selten sind die Nebensporen noch als solche erkennbar (Abb. 73b, c). Meist liegen sie als mycelartige Schleier oder Zellwandfetzen den Hauptsporen an. Ihre Zahl läßt sich nicht festlegen, wohl aber annähernd die der Hauptsporen. Diese schwankt zwischen 19 und 43 µm. Allerdings ist das körnige Plasma durch die dicke Zellwand nicht immer gleich gut sichtbar. Die Zellwanddicke der Hauptsporen (Abb. 73e) liegt zwischen 2 und 4 µm; die Größe der Spore insgesamt bei 15 bis 19 µm. Aussagen über die durchschnittliche Größe der Nebensporen zu machen, hat - wie schon erwähnt - keinen Sinn. Ihre Gestalt ist sehr unterschiedlich, wenn sie überhaupt nach dem Quetschvorgang noch zu erkennen ist. Die Dicke der Zellwand reicht von ca. 1 bis 3 µm.

Bei gleicher Vergrößerung sind in Abb. 74c, d zwei unterschiedlich reife Sporenballen in ihrer Feinstrukur dargestellt. Auffallend ist der große Anteil von Reservematerial in den Sporen; ihre Zellwand ist in jungen Stadien der Sporogenese nur wenig verdickt (Abb. 74c). Eine Differenzierung in zweierlei

Abb. 74: Ginanniella trientalis - Lichtmikroskopische Aufnahme der Sporenballen (a, b); Ultradünnschnitte durch einen jungen noch nicht ausdifferenzierten Sporenballen (c); auffallend sind die großen Ölkörper in den Hauptsporen; d-f: Wandschichtung der Hauptsporen mit einer hellen, inneren Lage (W1) und einer nahezu gleichbreiten, äußeren Schicht (W2); g-h: die Zellwand der Nebensporen ist stets einschichtig; Haupt- und Nebensporen sind bereits determiniert, dennoch enthalten die Nebensporen noch Plasma; i-k: an den Stellen ehemaliger Septenporen fehlen oftmals die sekundären Wandauflagerungen, so daß zwischen morphologisch reifen Sporen lange noch eine Verbindung (h-k) besteht.


a
b
c
d
HB
HB
HB
HB
HB
HB
HB

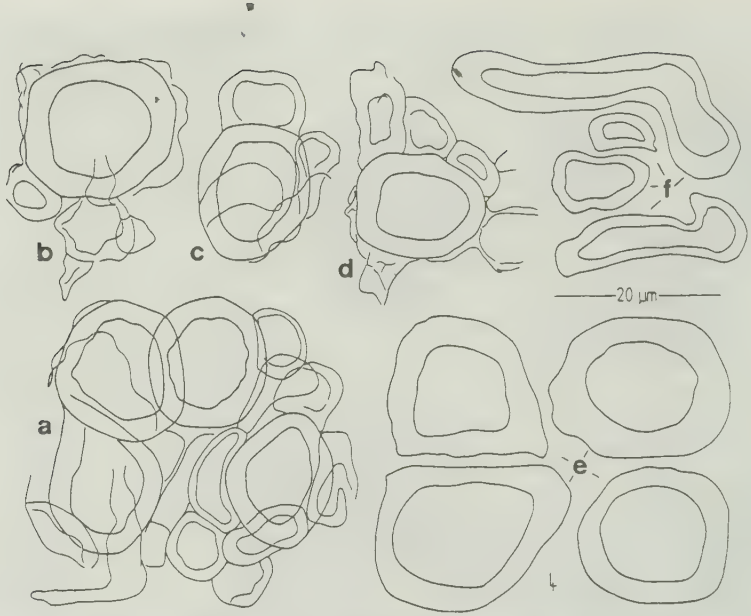


Abb. 73: Ginanniella trientalis - Zerquetschte, reife Sporenballen. Die Hauptsporen besitzen eine dicke Zellwand und sind anhand ihrer Pigmentierung gut von den Nebensporen unterscheidbar (a); die Nebensporen überstehen den Quetschvorgang kaum; sie liegen den Hauptsporen meist nur als mycelartige Schleier an (b, c); nur gelegentlich bleiben sie erhalten (d); doch unterscheidet sich die nahezu konstante Morphologie der Hauptsporen (e) markant von der der sehr unregelmäßigen Nebensporen (f).

Arten von Sporen ist noch nicht sichtbar. Die fortschreitende Reifung geht mit der Verdickung der Zellwand und der Entstehung von HS und NS einher. Die HS stoßen direkt aneinander. Ihre Zellwand ist aus zwei Lagen aufgebaut, die gleich dick sein können und in sich lamellär geschichtet sind (Abb. 74e, f, g). Die erste besteht aus einer helleren und einer dunkleren Lage. Im Gegensatz dazu erscheint die äußerste Schicht (Abb. 74e, f, g: W2) einheitlich dunkel. Der unterschiedliche Durchmesser der Sporenwand hat seine Ursache in der ungleichen Dicke der einzelnen Schichten (Abb. 74f). Der lichtmikroskopisch deutlich sichtbare Unterschied zwischen Hauptsporen und Nebensporen (Abb. 73e, f) läßt sich in TEM-Aufnahmen in der abweichenden Zellwandbeschaffenheit erklären (Abb. 74g, h). Nebensporen besitzen eine zwar leicht lamellär

geschichtete, aber doch einheitlich aufgebaute Zellwand. Vor allem durch die fehlenden hellen Bereiche hebt sie sich von der der Hauptsporen ab. Die Trennung zwischen Hauptsporen und Nebensporen oder Nebensporen und Nebensporen ist nicht immer vollständig (Abb. 74h, i, k). Eine fast (Abb. 74h) oder vollkommen fehlende Sekundärschichtung der Zellwände im Bereich der Septenporen läßt eine isthmusartige Verbindung zwischen den Sporen offen. Bis zur völligen Reifung der Sporen kann durch den Porus offensichtlich noch Material transportiert oder ausgetauscht werden (Abb. 74i, k).

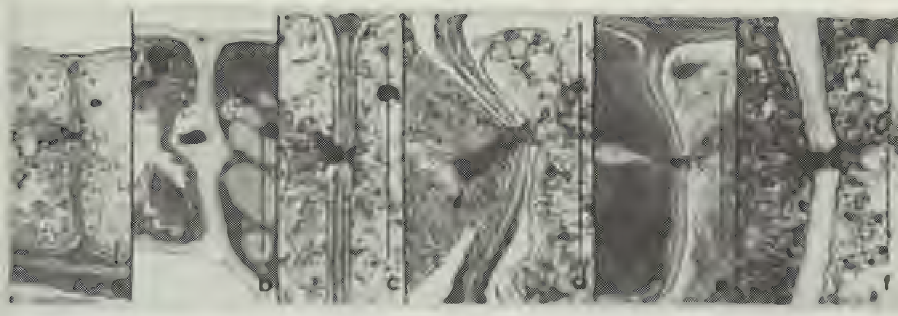
Haustorienbildung (Abb. 75)

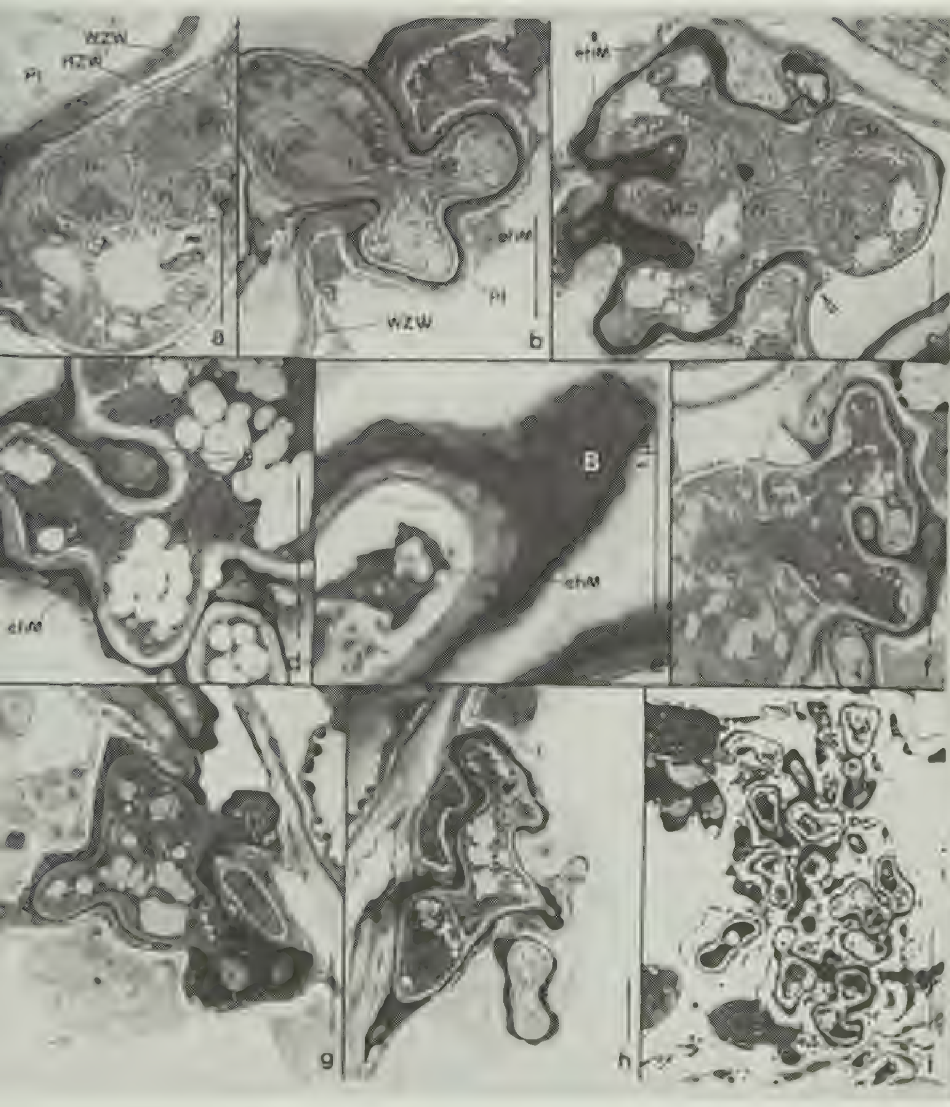
Gin. trientalis zeichnet sich durch eine sehr ausgeprägte Haustorienbildung aus (Abb. 75). Hierbei wird beim ersten Kontakt von Hyphen- und Wirtszellwand eine dunkle Substanz abgegeben, die per definitionem als Penetrationsmatrix bezeichnet werden muß. Sie füllt den (noch bestehenden) Spalt zwischen beiden Zellwänden aus und infiltriert die Zellwand der Wirtszelle nach und nach (Abb. 75a). Meistens sind in den entsprechenden Stadien auch die Konturen der Hyphenzellwand verwischt. Die Hyphen dringen mit ihrer ganzen Breite in die Zellen ein (Abb. 75b, c) und wachsen dort zu großen, gelappten Haustorien heran, die eine Zelle fast ganz ausfüllen können (Abb. 75i). Intrazellular wird alsbald eine Schicht zwischen der Wirts- und Hyphenzellwand gebildet: die extrahaustoriale Matrix (Abb. 75b, c, d, e: ehM). Vereinzelt ist sie nur als schmaler Streifen außerhalb einer oftmals noch sehr dicken Wirtszellwand sichtbar (Abb. 75b: ehM). Das Cytoplasma der Wirtszelle ist auf einen dünnen Belag um das Haustorium herum zusammengeschrumpft. Bei loser werdendem Kontakt zwischen beiden Zellwänden verliert sich die extrahaustoriale Matrix in der Wirtszellwand (Abb. 75b, c: Pfeile). Eine voll ausgeprägte extrahaustoriale Matrix läßt bald an der der Wirtszellwand - oder falls diese fehlt: dem Plasmalemma - zugewandten Seite die Bildung von Bläschen erkennen (Abb. 75c, d, e: B). Von der extrahaustorialen Matrix heben diese sich durch einen stets hellen Hof ab. Vereinzelt sind die Bläschen zu einem Komplex zusammengeschlossen (Abb. 75c: Pfeil). Die manchmal offenbar mehrkernigen Haustorien (Abb. 75a, c: N) sind in der Regel unseptiert (vgl. Abb. 75b, c, i). Als Ausnahmen hiervon gelten Haustorien, die noch im interzellularen Hyphenbereich septiert sind (Abb. 75f), oder andere, die im intrazellularen Teil abgetrennt werden (Abb. 75g). Vermutlich verhindert ein solches Septum den Übertritt von Kernen in das

Haustorium (Abb. 75h) oder das Septum befand sich schon an dieser Stelle, als die Hyphe zur Bildung eines Haustoriums überging. Es ist häufig anzutreffen, daß sich das gesamte Plasma einer Zelle (Abb. 75b, c, g, h) mit seinen Organellen um das Haustorium zusammenzieht. Bei älteren Haustorien ist allerdings vom Inhalt der Wirtszelle nicht mehr viel zu sehen (Abb. 75i).

Abb. 76: Ginanniella trientalis - Septenporus. Nicht median gelegene Schnitte lassen oftmals eines Materialpfropf (a, b) in Nähe des Porus erkennen; die Septen sind gleichmäßig dick und nur am Porusrand leicht zugespitzt (c-f); der Poruskanal wird von zwei "Membranen" verschlossen, die zu beiden Seiten der Mittellamelle ansetzen (c-f). (Maßstab = 1 µm).

Abb. 75: Ginanniella trientalis - In eine Zelle eindringende Hyphe, die bei Kontakt mit der Wirtszellwand die Penetrationsmatrix (Pfeil) bildet (a); die Hyphen dringen in die Zellen mit ihrer vollen Breite ein (b, c); zwischen Hyphen- und Wirtszellwand/Plasmalemma bildet sich die extrahaustoriale Matrix, in deren dunkle Grundmatrix zahlreiche Bläschen sezerniert werden (d, e: ehM, B); selten sind die Haustorien im Übergangsbereich (f) oder bereits intrazellular (g, h) septiert. 'Ältere' Haustorien bilden zahlreiche Loben, die in ihrer Gesamtheit den traubenförmigen Haustorialkörper bilden und oftmals eine Zelle ganz ausfüllen (c).





WZW
B

Septentyp (Abb. 76)

Die Hyphenquerwände von Gin. trientalis bilden einen zentral gelegenen Porus aus (Abb. 76). In nicht-median wie in median gelegenen Schnitten ist oft zu sehen, daß Zellmaterial gerade durch den Porus geschleust wird (Abb. 76a, c, d). Andere dezentral geführte Schnitte lassen einen den Porus verschließenden Pfropf vermuten (Abb. 76b), der hier allerdings von einer Aufwölbung der die Mittellamelle flankierenden Zellwandschicht eingehüllt ist. Medianschnitte zeigen eine Hyphenquerwand, die annähernd gleich breit ist und einen mehr oder weniger geraden Porusrand bildet (Abb. 76d, e). Der Poruskanal wird von zwei "Membranen" verschlossen, die auf beiden Seiten der Mittellamelle des Septums ansetzen (Abb. 76d, e: helle Pfeile). Ein Porusapparat, etwa in Form einer organellfreien oder mit besonders viel Organellen angehäuften Zone, ist in keinem Fall nachweisbar. Vereinzelt zieht sich entlang der Hyphenquerwände, aber auch in Nähe der Hyphenseitenwand, endoplasmatisches Retikulum (Abb. 76a, f: ER). In Zusammenhang mit den "Membranen" des Porus steht es allerdings nicht.

Urocystis galanthi PAPE
(auf Galanthus nivalis L.)

Urocystis galanthi parasitiert auf dem Schneeglöckchen. Mit dem Auftreten der ersten Laubblätter läßt sich der Befall durch den Brandpilz bereits erkennen. Dort, wo sich Mycel ausgebreitet hat, sind die Blätter leicht eingekrümmt (Abb. 77a). Das zunächst weißlich unter der Epidermis durchschimmernde Mycel nimmt mit zunehmender Sporenreife eine braune Färbung an. Unter dem Druck der entstehenden Sporenballen und durch Absterben von Zellen wird die Epidermis schließlich rissig aufgesprengt und das braune Sporenpulver freigesetzt (Abb. 77b). Sporenlager finden sich darüberhinaus in den die Blütenknospe umhüllenden verwachsenen Blattpaar, das als Spatha bezeichnet wird (Abb. 77c) sowie an der häutigen Scheide des äußeren Laubblattes (Abb. 77d) (HEGI II:308). Bei vergleichender Untersuchung der unteriridisch wachsenden Teile von Galanthus nivalis trat folgende Besonderheit auf (Abb. 77d): die Pflanzen besaßen durchweg zwei Zwiebeln, deren untere oft etwas eingeschrumpft war. Das Auftreten von zwei Zwiebeln beruht darauf, daß ... " sich eine Zwiebel, die zu tief in den Boden geraten ist, schon in einer Vegetationsperiode um ein bedeutendes Stück in die Höhe arbeiten kann. Zu diesem Zweck erfolgt eine ganz außerordentliche Streckung der sonst kurzen, gestauchten Grundachse, gewöhnlich zwischen den Wurzeln und dem Scheidenblatt des neuen Sprosses, die nun ein Vielfaches der Zwiebellänge erreichen kann, so daß die neue Zwiebel nicht innerhalb, sondern weit oberhalb der alten zur Ausbildung gelangt." (KIRCHNER & al, 1(3):731). Die verlängerte Grundachse zwischen den beiden Zwiebeln wird auch als Internodium bezeichnet (Abb. 77d: I). An den Zwiebeln selbst, im Internodienbereich und am Blütenschaft konnten keine Brandsporenlager entdeckt werden.

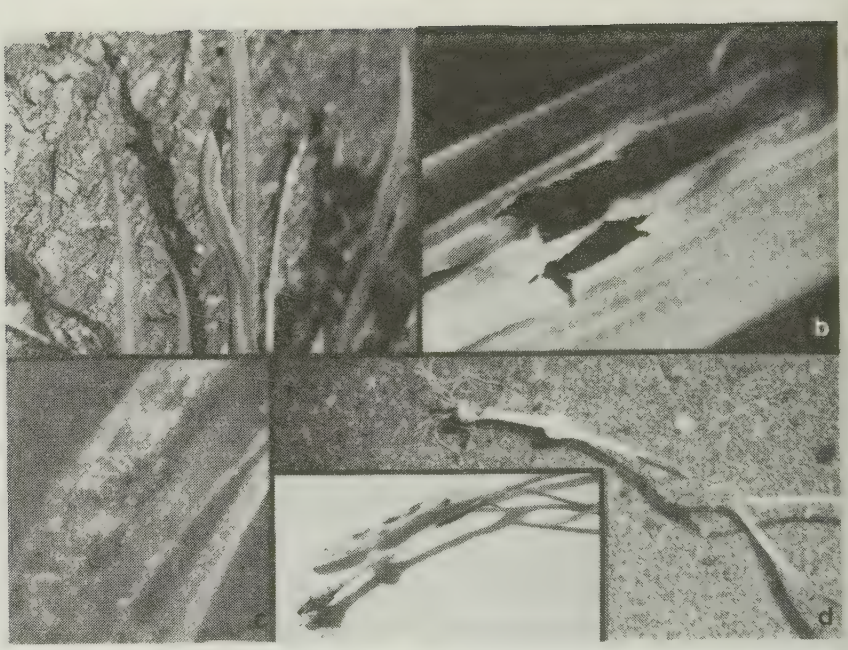


Abb. 77: Urocystis galanthi - Befallsbild an Galanthus nivalis. Im Bereich der Brandlager sind die Blätter leicht eingekrümmt (a); das Gewebe oberhalb der Lager wird chlorotisch und von der Sporenmasse rissig aufgesprengt (b); befallen ist auch die die Blüte im jungen Zustand umhüllende Spatha (c) sowie die häutige Scheide des äußeren Laubblattes (d).

Mycel (Abb. 78, Abb. 79)

Die Hyphen vor der Sporenbildung sind in der Regel 2,5 bis 3,5 µm breit (Abb. 78). Die Abschnitte zwischen den Septen sind unterschiedlich lang. Seitenhyphen bilden sich überwiegend in Septennähe, wobei auch Ausnahmen auftreten. Schnallenähnliche Strukturen sind regelmäßig anzutreffen (Abb. 78: schwarze Pfeile). Die Mitte der zusammenstoßenden Septen weist ein unterschiedlich großes Loch auf (Abb. 78: schwarze Pfeile, Abb. 79e) und ist nur als eine in diesem Bereich verdünnte Hyphenwand zu erkennen. Außer den Pseudoschnallen werden Septen gebildet, die die Hyphen nur halb durchtrennen (Abb. 78: helle Pfeile, Abb. 79d). Anastomosenbildung zwischen den Hyphen ist vereinzelt zu beobachten (Abb. 78: Doppelpfeil).

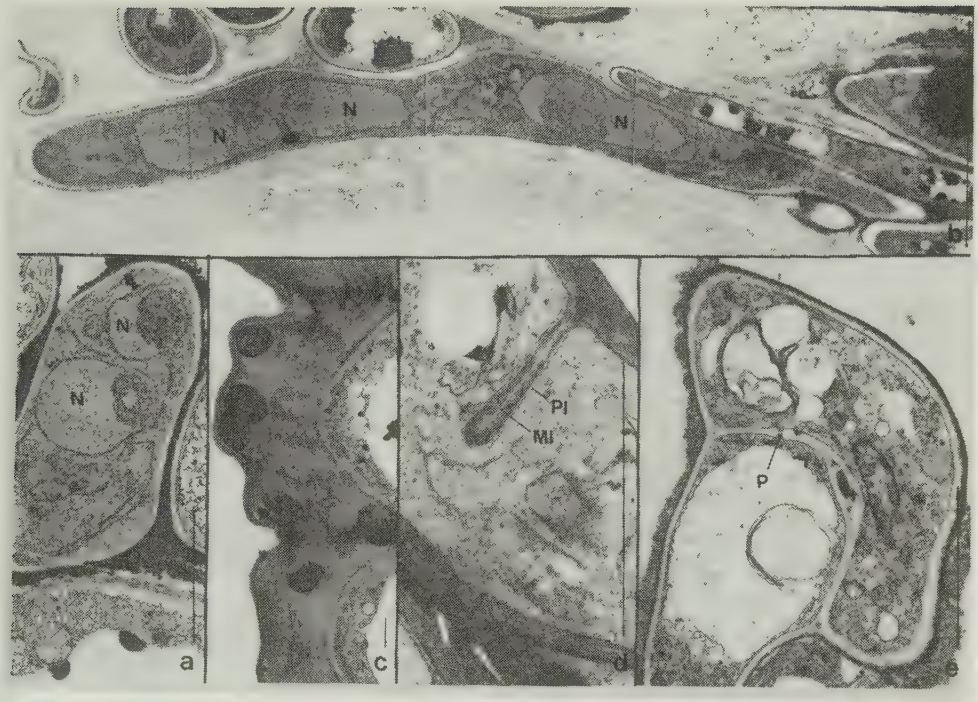


Abb. 79: Urocystis galanthi - Ultrastruktur der Hyphen. Die Hyphen sind in der Regel dikaryotisch (a), sehr selten dreikernig (b); sie breiten sich auch in der wachsartigen Kutikula aus (c); d: Pseudoseptum mit ampullenförmig erweitertem distalen Ende; e: Pseudoschnalle - der helle Pfeil kennzeichnet die zentrale Öffnung; eines der Septen ist von einem Porus durchbrochen.

Aus ultrastrukturellen Aufnahmen wird ersichtlich, daß das Mycel überwiegend dikaryotisch ist (Abb. 79a), jedoch auch mehrkernige Hyphen anzutreffen sind (Abb. 79b). Vorwiegend breitet sich das Mycel im Chlorenchym aus, einem lockeren, nicht in Palisaden- und Schwammparenchym differenzierten Gewebe; doch dringen die Hyphen auch in die wachsartige, der unteren und oberen Epidermis aufgelagerte, lamellierte Cuticula ein (Abb. 79c). Die nur halb ins Hypheninnere vorstoßenden Septen zeigen den für Hyphenquerwände typischen Aufbau (Abb. 79d). Ein heller Mittelstreifen wird von Zellwandschichten der Hyphenseitenwand flankiert bzw. distal überzogen. Das Plasmalemma umhüllt das Septenfragment vollständig. Ein schnallenähnliches Gebilde ist in Aufnahme e (Abb. 70) feinstrukturell dargestellt. Eine durchgehende Zellwand bedeckt den Bereich

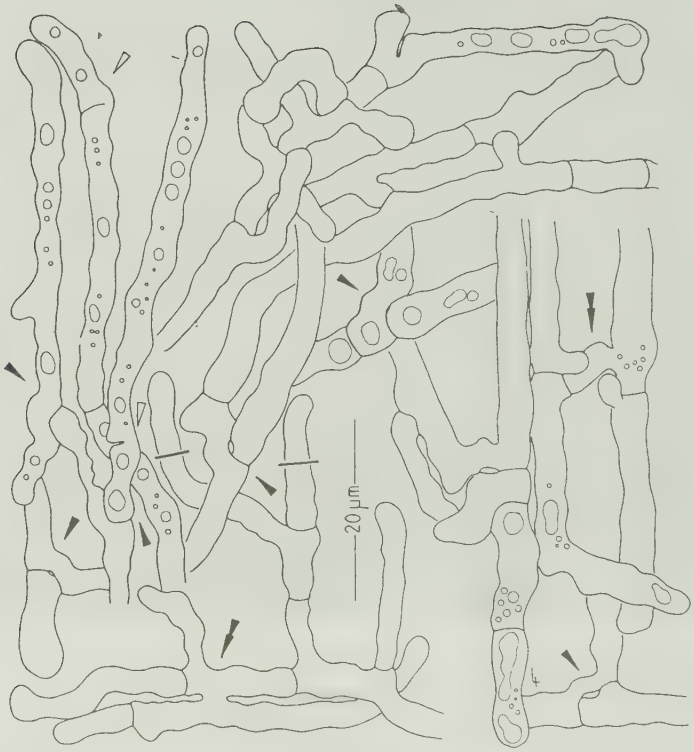


Abb. 78: Urocystis galanthi - Mycel vor der Sporenbildung. Die Hyphen weisen charakteristische Pseudoschnallen (dunkle Pfeile) und Pseudosepten (helle Pfeile) auf. Gelegentlich anastomisieren die Hyphen miteinander (Doppelpfeil).

von dem aus das Septum gebildet wird (Abb. 79e: schwarze Pfeile).
Die beiden der Mittellamelle angrenzenden Zellwandschichten weichen ungefähr in der Mitte des Septums auseinander, so daß eine zentrale Öffnung entsteht (Abb. 79e: heller Pfeil). Die Mittellamelle der Hyphenquerwand endet beidseits der Öffnung. Die obere Hälfte des Septums wird von einem Porus durchbrochen (Abb. 79e: P). Die Substruktur des Septenporus wird unter einem gesonderten Punkt besprochen (S. , Abb. 88).

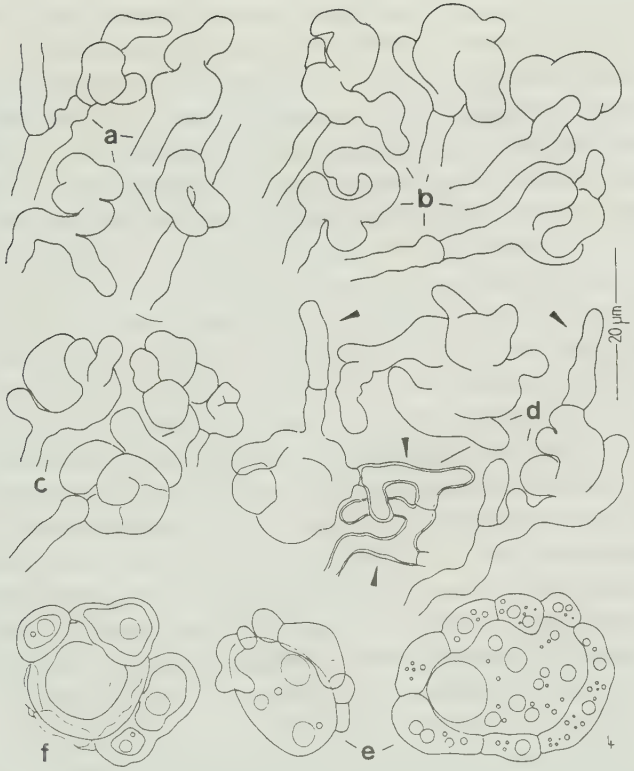


Abb. 80: Urocystis galanthi - Sporenbildung. Entstehung der Sporenballen über lokales Anschwellen (a), Vergrößerung der Sporenballeninitiale (b), Portionierung des Plasmas (c) und durch Degenerieren des Plasmas in den asporogenen Bereichen (d); schließlich Herausdifferenzieren von Hauptsporen und Nebensporen (e) und Vakuolisierung des Nebensporen-Inhaltes.

Sporenbildung (Abb. 80, Abb. 81)

Zur Sporenbildung übergehende Hyphen sind an ihrer unregelmäßigen Breite, verursacht durch lokale Anschwellungen, zu erkennen. Diese entstehen apikal oder lateral und krümmen sich alsbald zu einem kleinen, kugelförmigen Gebilde zusammen (Abb. 80a). Dessen Oberfläche wird durch weiteres Anschwellen und

durch Bildung kleinerer Aussackungen laufend vergrößert (Abb. 80b). An den dargestellten Beispielen ist die Bildung der Sporenballeninitiale als von einer Hyphe ausgehend deutlich sichtbar. Gelegentlich ersheinen die jungen Sporenballen wie gelatinisiert; scharfe Konturen, wie z. B. Hyphenwände, sind dann nicht mehr erkennbar. Mit fortschreitender Sporenballenreife wird der Inhalt der angeschwollenen, eine Einheit bildenden Hyphen portioniert. Anfangs sind nur plasmatische Grenzen zu sehen, später erfolgt die Bildung von Septen (Abb. 80c). Aus den Hyphen, die nicht in die jungen Sporenballenanlagen integriert werden, wird das Plasma abgezogen (Abb. 80d: schwarze Pfeile). Das geschieht auch an allen anderen Hyphen, die sich zwischen den Sporenballen befinden. Dieses Mycel ist daher fast vollständig hyalin. Ob das betreffende Plasma tatsächlich degeneriert oder an die sporenbildenden Hyphen abgegeben wird, ließ sich nicht feststellen.

Die Differenzierung in Hauptsporen und Nebensporen wird vor allem durch die Lage der Sporen im Sporenballenkomplex entschieden. Bei fast reifen, aber noch unpigmentierten Sporenballen sind peripherer und zentraler Bereich gleichermaßen plasmatisch und mit Reservematerial angefüllt (Abb. 80e). Die Zellwand aller Sporen ist noch unverdickt und der hyphale Charakter der Nebensporen tritt deutlich zu Tage. In einem letzten Schritt der Sporenreife wird die Zellwand von Hauptsporen und Nebensporen verdickt und pigmentiert. Gleichzeitig verschwindet das Plasma der Nebensporen nach und nach (Abb. 80f).

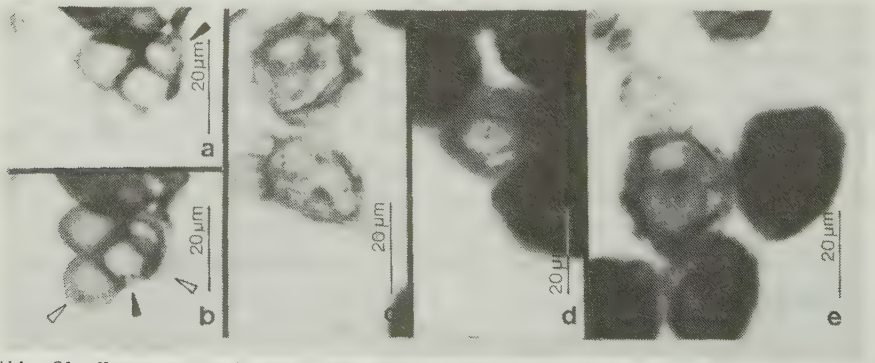


Abb. 81: Urocystis galanthi - Kernfärbung fast reifer, aber noch unpigmentierter Sporenballen. Die Einzelsporen sind mono- oder dikaryotisch; die Kerne und das Plasma der zu Nebensporen werdenden Zellen sind erst spät im Verlauf der Sporogenese nicht mehr nachweisbar.

Fast reife, noch unpigmentierte Sporenballen lassen mono- und dikaryotische Zellen bzw. Sporen erkennen (Abb. 81). Ein in zwei verschiedenen Fokusebenen aufgenommener Sporenballen (Abb. 81a, b) ist mindestens aus zwei dikaryotischen (Abb. 81a, b: schwarze Pfeile) und zwei monokaryotischen Zellen aufgebaut (Abb. 81a, b: helle Pfeile). Überwiegend liegen die dikaryotischen Sporen mehr zentral, die monokaryotischen dagegen im peripheren Bereich (Abb. 81c, d, e). Vollständig ausdifferenzierte Nebensporen besitzen keine Kerne mehr.

Sporenballenmorphologie (Abb. 82)

Die Sporenballen von Urocystis galanthi setzen sich überwiegend aus 1 bis 2, seltener aus 3 - 4 Hauptsporen zusammen (Abb. 82a, b). Sie sind von zahlreichen Nebensporen umgeben, die eine fast lückenlose Hülle bilden. Reife Sporenballen besitzen eine kugelig-ovale Form: 26,5 - 42,0 auf 26,5 - 38,5 µm. Die pigmentierten Hauptsporen haben eine bis zu 3 µm dicke Zellwand, ihre Größe schwankt zwischen 17,5 - 25 bzw. 17,5 - 24,5 µm. Der Durchmesser der hyalinen Nebensporen bewegt sich um 6 - 15,5 und 5,5 - 14,0 µm; die nur schwach pigmentierte Zellwand wird bis zu 1,5 µm dick. Das lockere Sporenpulver ist dunkelbraun. Zwischen den Sporen befinden sich helle Fasern, die schwach an Elateren erinnern. Es handelt sich hierbei aber um Schläuche im Chlorenchym des Wirtsblattes, die einen raphidenreichen Schleim enthalten (KIRCHNER & al. 1934). Sie lockeren das Sporenpulver zusätzlich auf. In ultrastrukturellen Aufnahmen ist der hohe Anteil von Reservematerial in den Hauptsporen gut erkennbar (Abb. 82c). Vereinzelt ist in den nicht ausdifferenzierten Nebensporen noch ein Kern nachzuweisen (Abb. 82d). Der Unterschied zwischen den beiden Sporenarten innerhalb eines Sporenballens manifestiert sich im Aufbau der Zellwand. Sie setzt sich bei Hauptsporen aus einer breiten, inneren Schicht (Abb. 82e: W1) und einer verhältnismäßig schmalen, äußeren Lage (Abb. 82e: W2) zusammen. Die Nebensporen dagegen besitzen eine homogen aufgebaute, einschichtige Zellwand. Ihre Auf- oder Einlagerungen sind nicht gleichmäßig (Abb. 82f). An den Ecken und ehemaligen Verbindungsstellen der Hyphen, den Septenporen, erscheint daher zwischen den Sporen die Zellwand dicker oder dünner bzw. fehlt ganz. Der cytoplasmatische Inhalt der Nebensporen in den beiden folgenden Aufnahmen (Abb. 82c, f) zeigt beginnende Desorganisationserscheinungen.

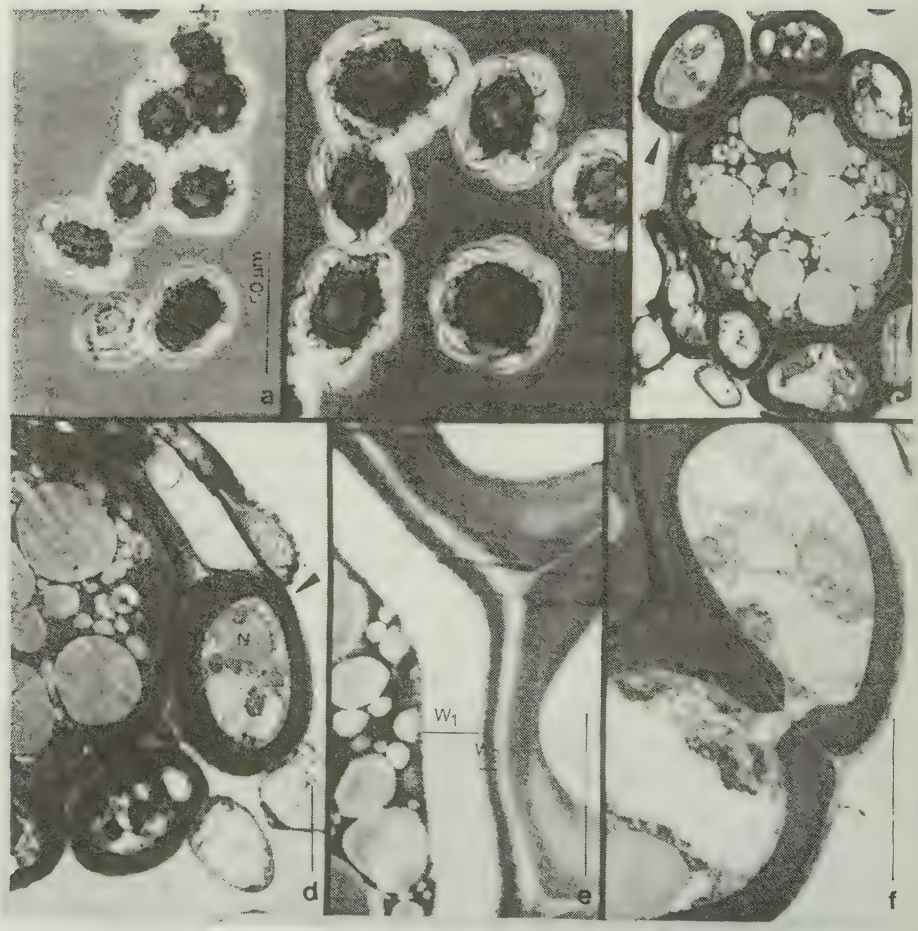


Abb. 82: Urocystis galanthi - Lichtmikroskopische Aufnahmen (a,b) von Sporenballen. Die Hauptsporen sind dichtestens mit Ölkörpern angefüllt (c-e); das Plasma der Nebensporen zeigt dagegen beginnende Desorganisationserscheinungen; eine der sich ausdifferenzierenden Nebensporen enthält noch einen Kern (c, d: Pfeil); die Zellwand der Hauptsporen ist aus einer breiten, hellen (e: W1) und einer schmalen, äußeren Schicht (e: W2) aufgebaut; die Wand der Nebensporen besteht nur aus einer Schicht (f).

Keimung der Sporen (Abb. 83)

Die Keimung der Hauptsporen von Ur. galanthi mit wohlausgebildetem Promycel und Sporidien setzt nur unter bestimmten Bedingungen ein. Die Sporenballen müssen dazu im Freien überwintert haben. Keimungsversuche mit sofort ausgesäten und in keinem Fall überwinterten Teliosporen zeigten eine nur geringe Keimungsrate. Überwinterte Sporen keimen auf Wasser- und MYP- Agar bei 10 Grad Celsius nach 20 bis 30 Tagen mit einem Keimschlauch aus. Dieser ist zwei- (Abb. 83a), drei- (Abb. 83b) oder vierkernig (Abb. 83c). Das Cytoplasma wird mit zunehmender Inkubationsdauer auf die Spitze der Keimhyphe konzentriert und dabei gegen den hyalin werdenden Teil mittels Rückzugssepten abgegrenzt. Vereinzelt entstehen auch bei diesen Sporen promycel- und sporidienähnliche Strukturen (Abb. 83d, e). Der Keimschlauch ist in beiden Fällen ungekammert und die den Sporidien entsprechenden Strukturen sind nicht durch ein Septum abgesetzt. Diese Gebilde wachsen apikal mit einer schmalen Hyphe aus und ihr cytoplasmatischer Teil wird durch Septenbildung in ein- oder zweikernige Abschnitte unterteilt.

Sporenballen, die im Freien überwintert haben oder zumindest mehreren Nachtfrösten ausgesetzt waren, bilden auf Wasser-Agar und bei 10 Grad Celsius bei der Keimung ein deutlich erkennbares Promycel mit Sporidien (Abb. 83f). Das Promycel wird bis zu 6 um breit und ca. 50 µm lang. Die Längenangabe bezieht sich nur auf den unseptierten und plasmaführenden Bereich (vgl. Abb. 83f mit g, h). In der apikalen Zone des Promycels - apikal s. str. und halb lateral - werden (2-) 5 Sporidien gebildet. Sie sitzen der Promycelwand direkt an oder auf einem kleinen Sockel (Abb. 83f, g: dunkle Pfeile); ihre Länge erreicht ca. 25 um, ihre Breite bis zu 4 um. An ihrer Ansatzstelle sind sie nicht immer durch ein deutlich erkennbares Septum vom Keimschlauch abgetrennt (Abb. 83f, g). Der cytoplasmahaltige Teil des Promycels ist bei den dargestellten Beispielen einmal unseptiert (Abb. 83f), ein andermal septiert (Abb. 83g). Es dürfte sich aber bei dem mit einem Pfeil bezeichneten Septum (Abb. 83g: großer Pfeil) um ein Rückzugsseptum handeln, da im basalen Abschnitt des Promycels zwar noch Plasma, aber keine Kerne mehr nachweisbar sind. In situ gehen die dem Promycel aufsitzenden Sporidien (= Primärsporidien) zur Bildung von Sekundärsporidien über. Sie entstehen am apikalen verschmälerten Ende der Primärsporidien und sind wie diese ein- oder zweikernig. Von der ersten, manchmal Septen besitzenden, Sporidiengeneration werden die Sekundärsporidien durch Querwände abgetrennt; sie fallen aber nicht ab, sondern wachsen an Ort und

Stelle mit einer Hyphe weiter. Primär- und Sekundärsporidienbildung erfolgt an den einzelnen Sporidien nicht zur gleichen Zeit. Zudem werden schon Sekundärsporidien gebildet, während das Promycel noch kern- und plasmahaltig ist (Abb. 83g, h). Andererseits kann sich der Keimschlauch zur Zeit der Primärsporidienbildung bereits entleert haben und manchmal Primärsporidien (Abb. 83g: heller Pfeil) zur Zeit der Sekundärsporidienbildung schon hyalin sein.

Kultivierung des Mycels (Abb. 84 - Abb. 86)

Das bei der Keimung entstandene Mycel läßt sich auf MYP relativ leicht kultivieren. Es nimmt in vitro zunächst eine weiße Farbe an (Abb. 84a), die später ins hell- bis dunkelbraune überwechselt (Abb. 84b); die Oberfläche der Kulturen vermittelt einen zart-flaumigen bis samtigen Eindruck. Von der Animpfstelle breiten sich die Hyphen konzentrisch aus und wölben sich nach geraumer Inkubationszeit im Zentrum hoch (Abb. 84c).

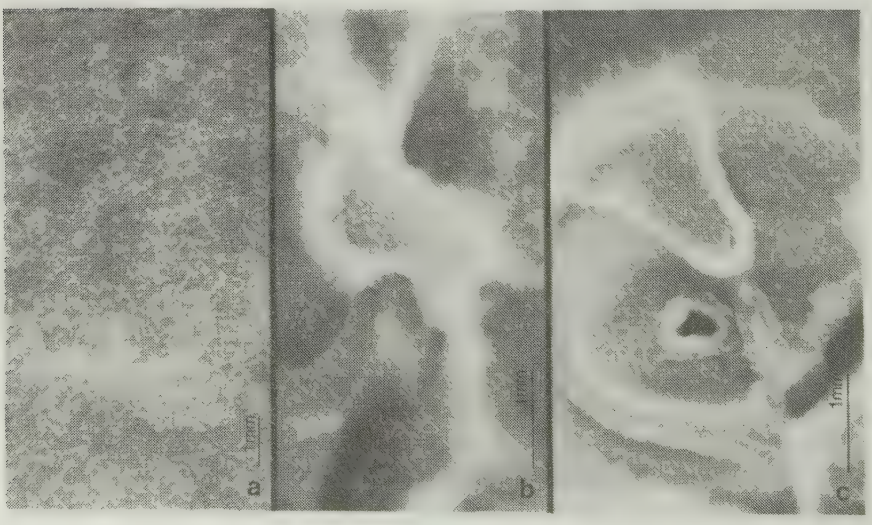


Abb. 84: Urocystis galanthi - Kultiviertes Mycel unterschiedlichen Alters. Ausgangspunkt waren gekeimte Sporen.

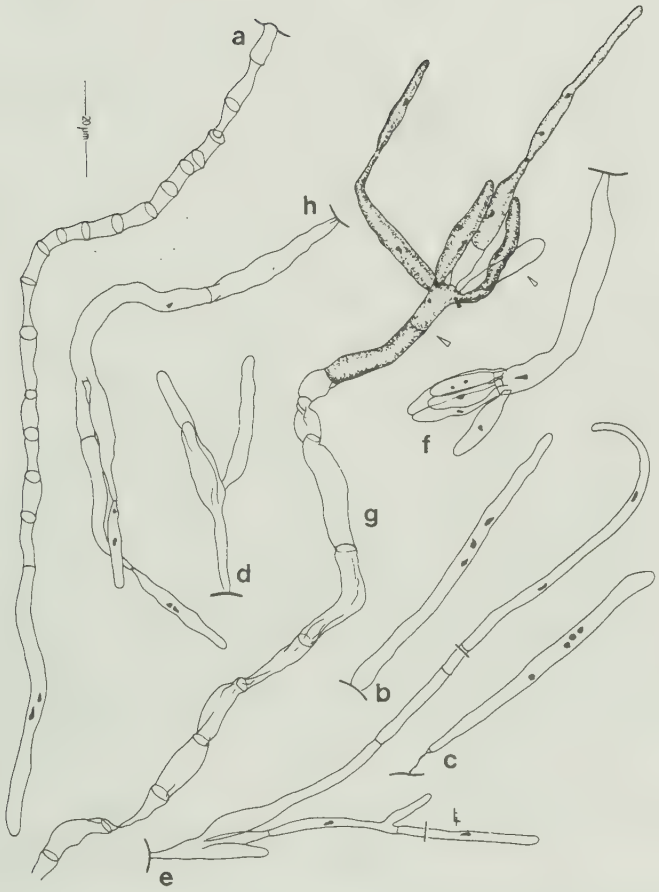


Abb. 83: Urocystis galanthi - Keimung der Sporen I. Die primär gebildeten Keimschläuche sind zwei- (a), drei- (b) oder vierkernig (c); Promycel- und Sporidien werden bei manchen Sporen nicht eindeutig erkennbar ausgebildet (d, e); f, g: normalerweise sind pro Promycel fünf Sporidien erkennbar; die ein- oder zweikernigen Primärsporidien gehen in situ zur Bildung zweikerniger Sekundärsporidien über (g, h); diese fallen nicht ab und kopulieren wie die Primärsporidien nicht miteinander.

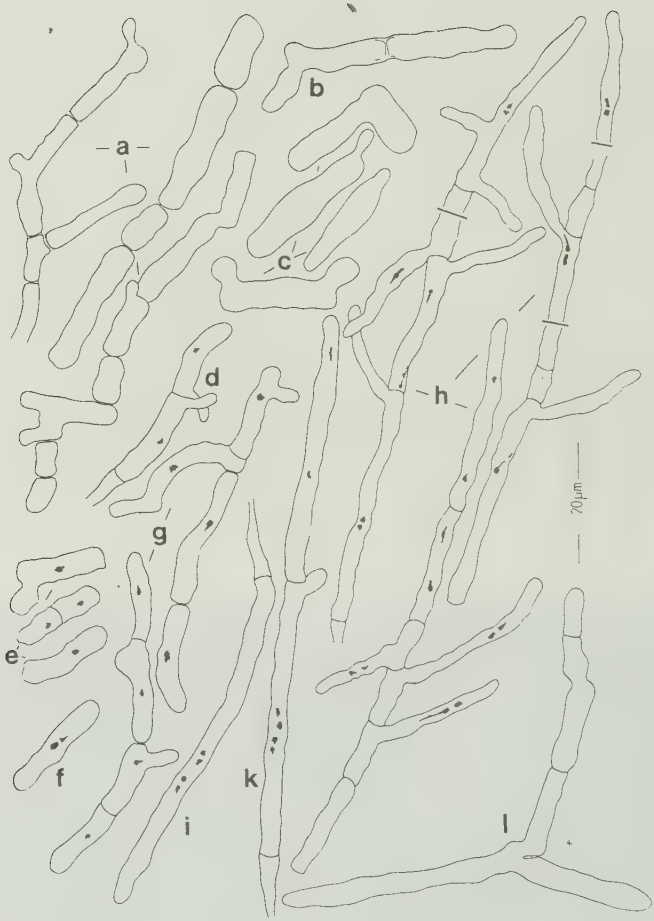


Abb. 85: Urocystis galanthi - Keimung der Sporen II (kultiviertes Mycel). Die sich bei der Keimung bildenden Hyphen zerfallen an präformierten Stellen in Fragmente (Arthrokonidienbildung) (a, b), die danach entstehenden Zellen (c) keimen wieder aus; sie sind ein- (d, e) oder zweikernig (f); andere Zellen lösen sich nicht aus dem Hyphenverband; diese Hyphenzellen besitzen einen (g), zwei (h) oder vier Kerne (i); manchmal weisen die Zellen der gleichen Hyphe eine unterschiedliche Kernzahl auf (k); l: Aufgabelung der Hyphenspitze (oder Bildung einer Anastomose ?).

Werden die beimpften Platten bewegt, entstehen vom Impfzentrum entfernt neue Mycelhäufchen. Dies rührt vermutlich daher, daß die Hyphen dort, wo Septen ein gezogen werden, nur lose zusammenhängen. Mehrere Zellen können auf diese Weise einen längeren, zusammenhängenden Strang bilden, ohne daß sie durch eine gemeinsame Zellwand miteinander verbunden wären (Abb. 85a). Letztlich zerfallen diese "Pseudohyphen" in Einzelzellen. Vor der eigentlichen Septenbildung ist bereits im Lichtmikroskop ein deutliches Auseinanderweichen des Plasmas erkennbar (Abb. 85b). Die Hyphenfragmente wachsen nach der Ablösung voneinander sofort weiter (Abb. 85c, d). Sie sind ein- (Abb. 85d, e) oder seltener zweikernig (Abb. 85f). Neben den einkernigen, sich leicht voneinander lösenden Hyphenzellen (Abb. 85g), lassen sich Hyphenstränge finden, bei denen drei oder vier Zellen zusammenhaften bleiben. Doch werden durchaus auch regulär septierte Hyphen gebildet, deren Abschnitte überwiegend zweikernig sind (Abb. 85h, Abb. 86a). Vereinzelt sind vierkernige Hyphen (Abb. 85i) oder Hyphenabschnitte anzutreffen (Abb. 85k). Ultrastrukturell wird sichtbar, daß die Reste der bei der Fragmentierung aufreißenden gemeinsamen Zellwand als kleine Anhängsel an den Abbruchstellen zurückbleiben können (Abb. 86c: Pfeile). Das lockere Zusammenhängen der Hyphenabschnitte ergibt sich dadurch, daß zusätzlich zu den das Septum bildenden Schichten eine neue Zellwand angelegt wird (Abb. 86c, d: heller Pfeil). Bei Verzweigungen reißt zudem die Wandschicht der Haupthyphe größtenteils auf, so daß die Verzweigungshyphe dieser Stelle anscheinend nur eingefügt ist oder ihr aufsitzt. Ein anderer Verzweigungsmodus entsteht durch einfache Aufgabelung der Hyphenspitze (Abb. 85l, Abb. 86f: Pfeil). Zwischen den Hyphen des kultivierten Mycels ist vereinzelt Anastomosenbildung zu beobachten (Abb. 86f).

Haustorienbildung (Abb. 87)

Die Hyphen von Ur .galanthi dringen sehr massiv in die Zellen ihres Wirtes ein. Der in Abb. 87a dargestellte Ausschnitt eines Blattquerschnittes zeigt nicht nur, daß vier beieinanderliegende Zellen befallen sind, sondern auch, daß eine Zelle von mindestens zwei Stellen zugleich angegriffen werden kann (Abb. 87a: Pfeile). Bereits in der Übersichtaufnahme läßt sich in den üblicherweise zweikernigen Haustorien (Abb. 87c) eine Vielzahl von Mitochondrien erkennen (Abb. 87a: M). Bei erster Kontaktaufnahme von Hyphe und Wirtszelle wird eine Substanz abgegeben, die die Zellwand des Wirtes zunächst als Pene-

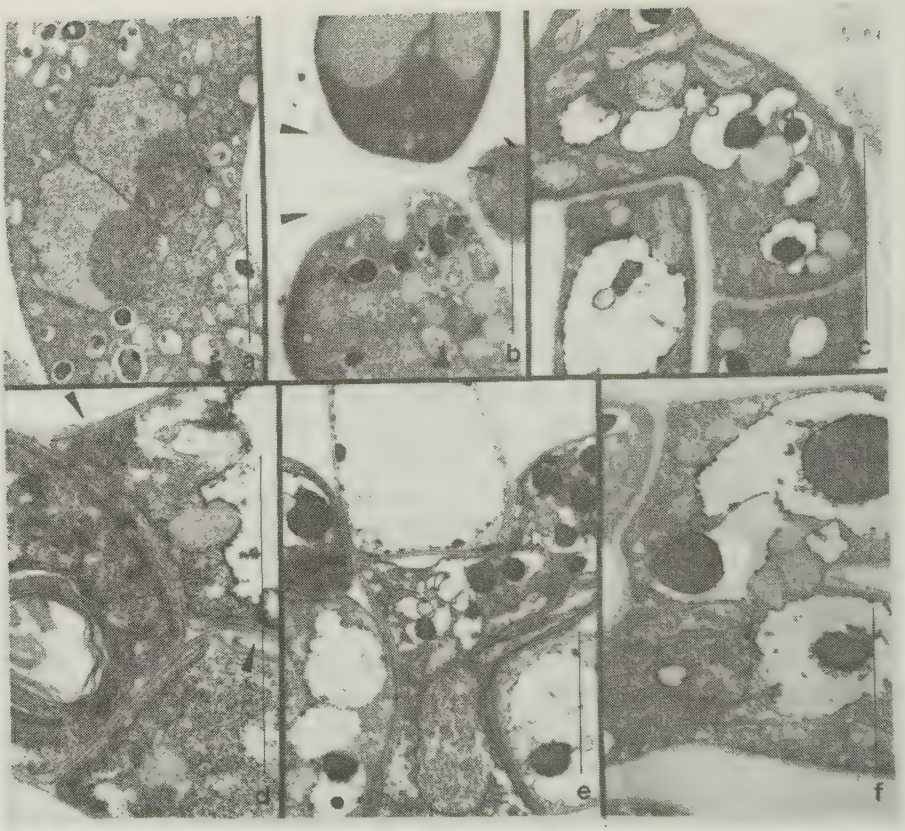


Abb. 86: Urocystis galanthi - Feinstruktur des Kulturmycels. Die Hyphen sind meist dikaryotisch (a); an präformierten Stelln fragmentieren sie (b); c, d: an den präformierten Abbruchstellen sind die Hyphen nur lose aneinander gefügt; e: bei in vitro gewachsenen Hyphen liegen die Septen oft dicht beisammen; f: anastomisierende Hyphen.

trationsmatrix infiltriert und dann intrazellular wieder hervorbricht (Abb. 87b: B). In der Zelle bildet sich daraus übergangslos die extrahaustoriale Matrix (Abb. 87b: ehM); sie bleibt vom Wirtscytoplasma stets durch das - beim abgebildeten Beispiel bereits stark aufgefaltete - Plasmalemma getrennt. Zellwandbildung von Seiten des Wirtes im haustorialen Bereich ist hier nicht zu erkennen. Wohl haben sich aber im Wirtscytoplasma in Nähe der eindringenden Hyphe Mitochondrien und Dictyosomen angesammelt (Abb. 87b: M, D). Im schräg angeschnittenen apikalen Hyphenteil sind Membranauffaltungen (Abb. 87b: Pfeil) erkennbar, ebenso Mitochondrien, Lipidtropfen und entlang des Plasmalemmas

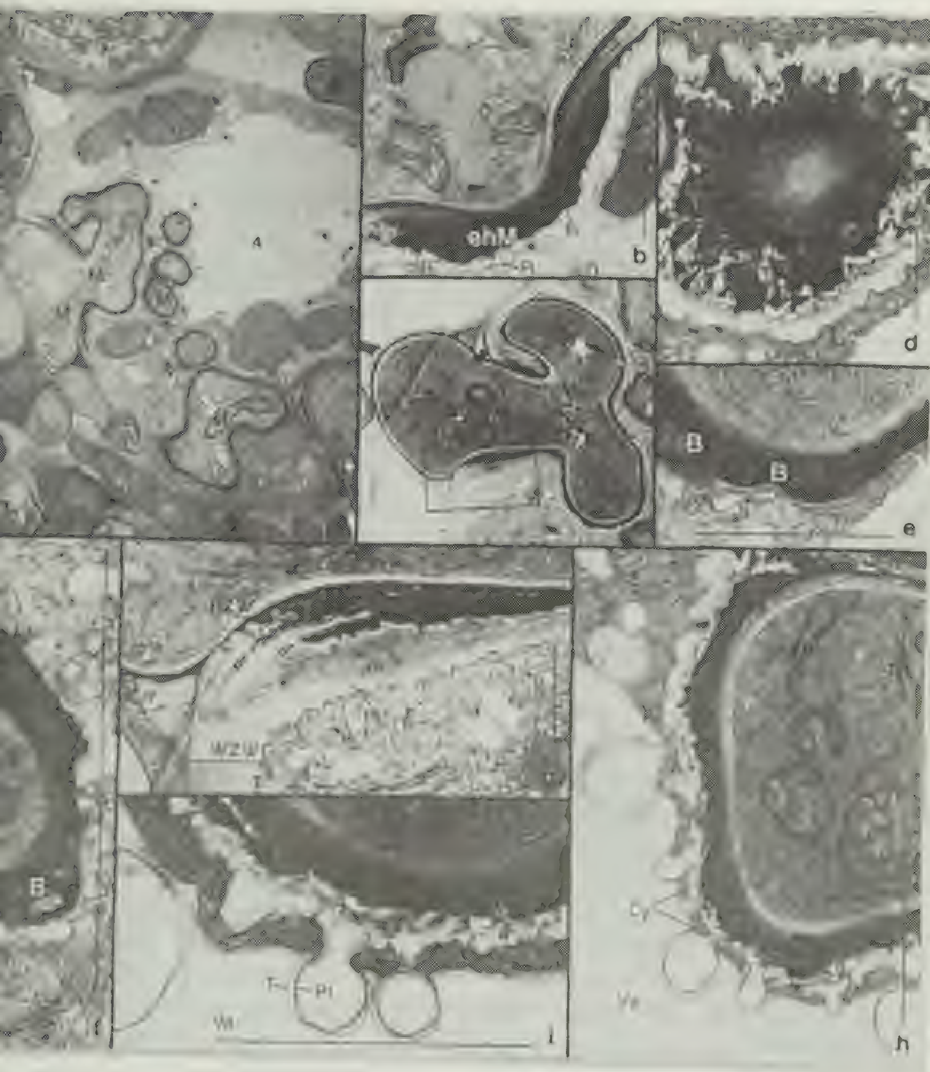
rium entwickelt, desto ausgeprägter wird die extrahaustoriale Matrix (Abb. 87c: Pfeile) und desto deutlicher ist in diesem Fall die Bildung einer Zellwand durch den Wirt um den eingedrungenen Hyphenteil sichtbar. Die Bläschen sezernierende Struktur eines Teiles der extrahaustorialen Matrix kommt in senkrecht und schräg zur Hyphe gelegten Schnitten (Abb. 87d, e, f) bestens zum Vorschein. Die Bläschen heben sich als hell umgrenzte Bereiche von der dunkleren Grundmatrix deutlich ab. Endoplasmatisches Retikulum und Mitochondrien sind in Vielzahl in den Haustorien nachzuweisen (Abb. 87b, c, f, h). Die extrahaustoriale Matrix, die im Normalfall als eigenständige Schicht ausgebildet ist, dünnt bei loser werdendem Kontakt von Hyphen- und Wirtszellwand zunehmend aus (Abb. 87g: HZW, WZW). Sie verliert ihre Eigenständigkeit und die Wirtszellwand kommt wieder mehr zum Vorschein bzw. stößt in die Randbereiche der Matrix vor (Abb. 87g: Pfeile). Bemerkenswert in den Aufnahmen c, g und f (Abb. 87) sind die starken Auffaltungen des Plasmalemmas der parasitierten Zelle (durch Pfeile gekennzeichnet). Dies geschieht in umso stärkeren Maße, je mehr die Wirtszelle kollabiert (Abb. 87h, i). Das Wirtscytoplasma dieser Zelle ist zu einem schmalen Belag um das Haustorium zusammengeschrumpft (Abb. 87h, i: Cy). Das Plasmalemma stülpt sich ein und wird teilweise nur noch vom Tonoplast der sich ausbreitenden Vakuole begrenzt (Abb. 87i: Pl, T).

Septentyp (Abb. 88)

Die Hyphenquerwände von Ur. galanthi sind folgendermaßen aufgebaut. Deutlich erkennbar ist eine helle Mittellamelle, die blind in der seitlichen Hyphenwand endigt, im Gegensatz zu den sie flankierenden Schichten, die sich in der lateralen Hyphenzellwand fortsetzen. Die Septen sind überall gleichmäßig dick und von einem einfachen Porus durchbrochen (Abb. 88b). Parallel zum Septum und ihm anliegend ist endoplasmatisches Retikulum zu sehen (Abb. 88b: ER). Den Poruskanal verschließen zwei "Doppelmembranen" (Abb. 88b: Pfeile), die diesseits und jenseits der Mittellamelle am Porusrand ansetzen. Die Form des Porusrandes kann, wie Aufnahme c (Abb. 88) zeigt, geringfügig abgeändert sein.

Abb. 87: Urocystis galanthi - Haustorienbildung. a: massiver Befall der Wirtszellen; b: Bildung einer Penetrationsmatrix mit beginnender Bläschenbildung; c: zwei Kerne wandern gerade in das Haustorium ein; d: tangentialer Schnitt durch die extrahaustoriale Matrix; zu unterscheiden sind ein homogener Bereich (heller Pfeil) und ein die Bläschen sezernierender; nahezu senkrechter Schnitt durch die extrahaustoriale Matrix (e, f); das Plasmalemma des Wirtes zeigt mehrere Einstülpungen (f); g: die Struktur der extrahaustorialen Matrix verliert sich in der Wirtszellwand, dort wo der Kontakt zwischen Wirt und Parasit weniger eng ist; h, i: Kollabieren der Wirtszellen; das Plasmalemma wird teilweise nur noch vom Tonoplast begrenzt.

Abb. 88: Urocystis galanthi - Septenporus. Die Septen sind in intakten Zellen gleichmäßig dick (a, b); die distalen Enden sind leicht abgerundet (a, b) oder manchmal spitz zulaufend (c); den zentralen Porus verschließen zwei "Doppelmembranen", die auf beiden Seiten der Mittellamelle am Porusrand ansetzen (b); diese stehen in keinem eindeutig nachweisbaren Zusammenhang mit dem Plasmalemma oder dem endoplasmatischen Retikulum der Zelle (a-c).


ehM
b
d
B
B
e
WZW
B
Cy
Pl
i
h

Urocystis colchici (SCHLECHTENDAL) RABENHORST
(auf Colchicum autumnale L.)

Die Herbstzeitlose, Colchicum autumnale L., erreicht die Nordgrenze ihrer geographischen Verbreitung in Europa in Mittel-Irland, dem nördlichen England, Südschweden, Dänemark und Mittel-Russland. Die südliche Grenze verläuft etwa auf der Höhe von N-Spanien und Algerien. In Mittel- und Süddeutschland ist sie auf abgemähten Wiesen, Auen, an Böschungen der Landstraßen häufig anzutreffen. Die Art ist als eines der schlädlichsten und gefährlichsten Wiesenkräuter zu bezeichnen. In allen Teilen, besonders aber in den Samen, enthält sie das sehr giftige Alkaloid Colchicin ($C_{22}H_{25}NO_6$) (KIRCHNER & al. 1934, HEGI II:245 - 250).

Befallsbild (Abb. 89)

Die Sporenlager von Ur. colchici sind, der Parallelnervatur der Blätter entsprechend, streifenartig angeordnet (Abb. 89a). Die Streifen bestehen nicht aus einer zusammenhängenden Sporenmasse, sondern setzen sich aus vielen hinter- und nebeneinanderliegenden kleineren Sporenlagern zusammen (Abb. 89b). Im dem äquifazial aufgebauten Flachblatt breitet sich das Mycel primär in der zentral gelegenen Schicht rundlicher Chlorophyllzellen sowie in der nach beiden Seiten anschließenden Assimilationsschicht aus. Mit zunehmender Sporenreife werden die Epidermis und die darunterliegenden Schichten nach oben gewölbt. Das Gewebe gibt dem Druck der Sporenmassen schließlich nach und reißt auf (Abb. 89b). Von der Zwiebel ist die derbe, dunkelbraune Schutzhülle befallen; sie entspricht ontogenetisch der Basis oder dem Scheidenteil des im oberen grünen Teil absterbenden ersten Laubblattes (Abb. 89c). Von den unterirdischen Teilen ist zudem noch das längere der beiden Niederblätter befallen, das als eine Röhre die Laubblätter am Grunde umgibt (Abb. 89d).

Mycel (Abb. 90, Abb. 91)

Die Hyphen verlaufen vorwiegend interzellular; im Durchschnitt sind sie zwischen 2,5 und 3,5 µm breit. Ihr Verzweigungsmodus ist sehr variabel. Seitenhy-

Abb. 89: Urocystis colchici - Befallsbild. Die streifenartig angeordneten Brandlager (a) setzen sich aus vielen kleineren Einzellagern zusammen (b); im Zwiebelbereich ist die äußere Schutzhülle (c) und die häutige Scheide des längeren der beiden Niederblätter befallen (d).

phen entstehen entweder einander gegenüberliegend auf gleicher Höhe (Abb. 90a) oder sie entspringen der Hyphenwand über- bzw. nebeneinander (Abb. 90b, c). Des weiteren fallen im Hyphenverlauf schnallenähnliche Strukturen auf (Abb. 90d: schwarze Pfeile). Der Septenverlauf bei den Pseudoschnallen ist nicht einheitlich. Daneben kommen auch Pseudosepten vor. Bei dieser Art von Septen

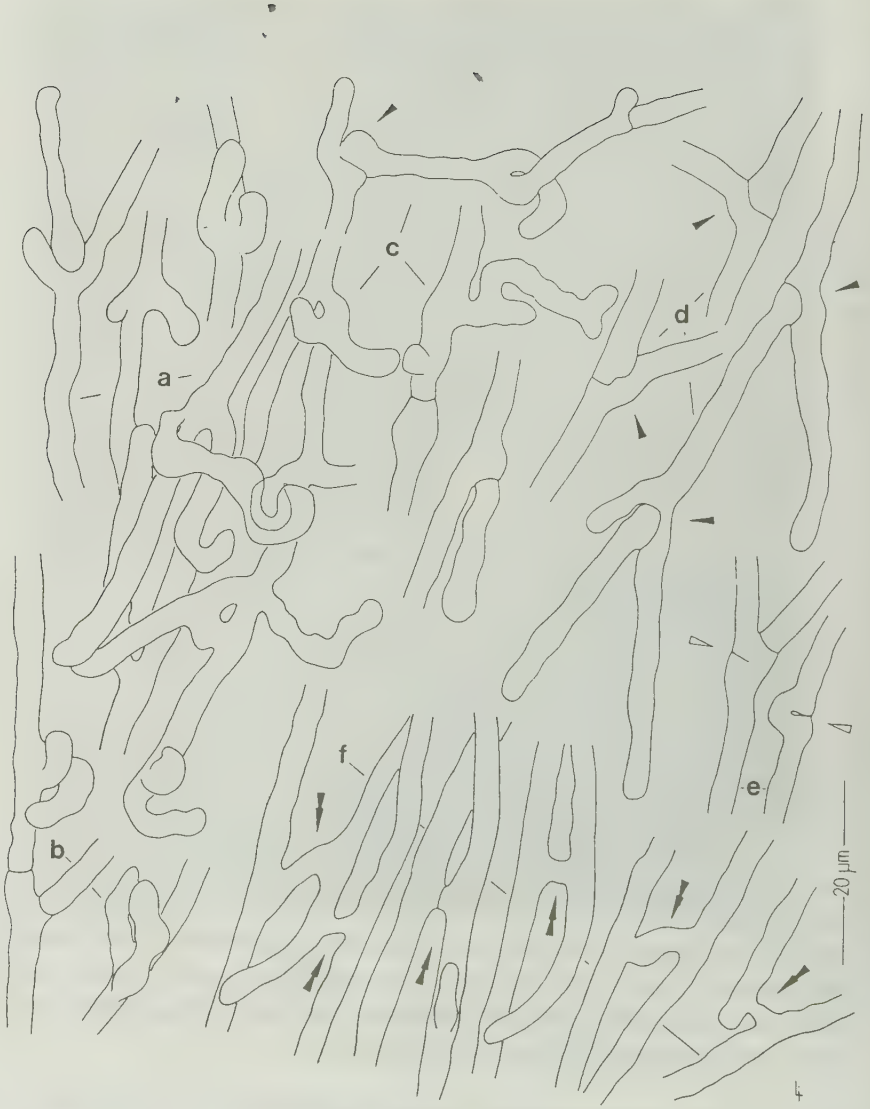


Abb. 90: Urocystis colchici - Mycel vor der Sporenbildung. Neben verschiedenen Verzweigungstypen (a-c) sind für die Hyphen Pseudoschnallen (d) und Pseudosepten (e) charakteristisch; zwischen den Hyphen kommt häufig Anastomosenbildung vor (f).

wird eine Hyphe nur bis zur Hälfte unterteilt. Durch sie wird meistens eine charakteristische Aufwölbung einer der Hyphenwände verursacht (Abb. 90e: helle Pfeile). Der Zusammenhalt der Hyphen wird u. a. durch Anastomosen gewährleistet (Abb. 90f: Doppelpfeile). Anastomosen kann eine Hyphe nach zwei Seiten gleichzeitig bilden. Die Anastomose selbst ist gelegentlich septiert.

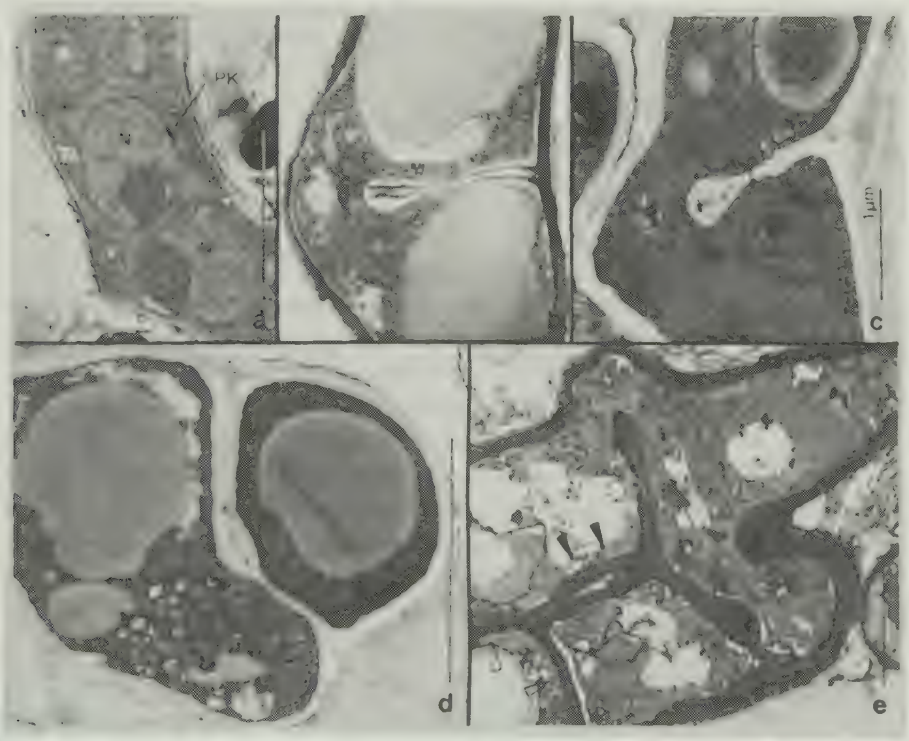


Abb. 91: Urocystis colchici - Feinstruktur dikaryotischer Hyphen mit Pseudosepten (b, c), die eine Porus besitzen können (c); d: Pseudoschnallen mit unterschiedlich strukturierten Septen; e: Kombination mehrerer Septentypen.

Die Hyphen von Ur. colchici sind dikaryotisch (Abb. 91a: N). Zufällig wurde am oberen Kern ein Teil des Spindelpolkörpers angeschnitten (Abb. 91a: SPK). Die nur bis zur Hälfte durchgehenden Pseudosepten sind in ihrer Substruktur wie andere Septen aufgebaut. Das in den Hyphenlnnenraum ragende Septenende ist ampullenförmig abgerundet (Abb. 91b, c). Die seitlichen Lagen der Mittellamelle gehen in die Hyphenwand über (Abb. 91c). Dieses Septum besitzt einen hier

nicht ganz median getroffenen Porus. Die Feinstruktur der schnallenähnlichen Strukturen zeigt, daß die diesseits und jenseits der zentralen Aussparung sichtbaren Septenabschnitte unterschiedlich dick sind; es ist aber deutlich zu erkennen, daß jeweils nur eine Schicht auf beiden Seiten der hellen Mittellamelle vorhanden und diese durchgehend ist. Bei dem unter Abb. 91e dargestellten System von halb ins Hypheninnere vorstoßenden Septen, auseinanderweichenden Zellschichten (Abb. 91e;schwarze Pfeile) und senkrecht aufeinanderstoßenden Querwänden (Abb. 91e: helle Pfeile) könnte es sich um ein junges Stadium der Sporenbildung handeln.

Sporenbildung (Abb. 92, Abb. 93)

Ein unregelmäßiger Verlauf, Aussackungen an den Hyphenwänden (Abb. 92a) sowie partielles Anschwellen (Abb. 92b) kennzeichnen sporenbildendes Mycel. Bevorzugt im apikalen Bereich und dort, wo sich lateral meist kurz bleibende Auswüchse gebildet haben, krümmen sich die Hyphen zurück (Abb. 92c). So entstehen kugelförmige bis ovale, noch kleine Mycelknäuel (Abb. 92d). Ihr Inhalt wird bald durch schon vorhandene oder neugebildete Querwände unterteilt. Die Unterteilung der Plasmamasse eines jungen Sporenknäuels ist im Lichtmikroskop bereits dann sichtbar, wenn noch keine Septen gebildet worden sind; dabei grenzen sich in einer gelatinös wirkenden Masse einzelne Portionen ab (Abb. 92e, f). Ihre Ränder erscheinen im Lichtmikroskop dementsprechend unscharf. Im weiteren Verlauf der Sporenbildung schälen sich im zentralen Bereich allmählich die Hauptsporen heraus (Abb. 92g). Dagegen weisen die künftigen Nebensporen noch deutlichen Hyphencharakter auf. Ihre große Anzahl entsteht vermutlich durch mehrere Zellteilungen, die während der Sporogenes ablaufen. Im Endstadium der Sporenbildung werden das Cytoplasma der Nebensporen nach und nach lysiert sowie die Zellwände von Hauptsporen und Nebensporen verdickt und gleichzeitig pigmentiert (Abb. 92h).

Kernfärbungen von fast reifen Sporenballen ergaben, daß die endgültige Differenzierung in die beiden Sporenarten relativ spät erfolgt (Abb. 93). Die jungen Sporenballen besitzen eine größere Anzahl von Kernen. Ein in verschiedenen Fokusebenen aufgenommener Sporenballen läßt Kernpaare (Abb. 93a) ebenso erkennen wie zahlreiche Einzelkerne (Abb. 93b, c, d). Die Größe der Kerne variiert. Ob es sich bei größeren Kernen schon um ein diploides oder ein ande-

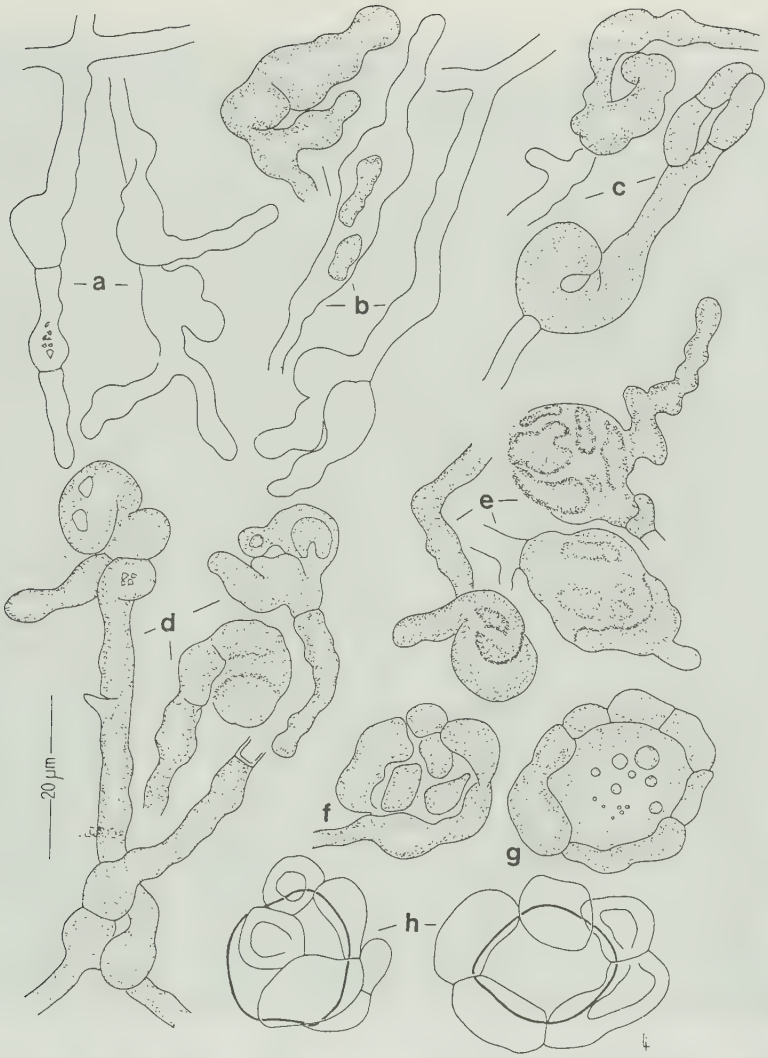


Abb. 92: Urocystis colchici - Sporenbildung. Sporogene Hyphen schwellen unregelmäßig an (a), besonders im apikalen Bereich (b, c); die Seitenhyphen und Hyphenspitzen krümmen sich ein, Kontaktstellen verschwinden mehr und mehr (d) und es entstehen die ersten größeren, jungen Sporenballen (e, f); in diesen schälen sich allmählich die zentral gelegenen Hauptsporen und die peripheren Nebensporen heraus (g, h).

res Kernstadium handelt, kann nicht beurteilt werden. Die in Abb. 93d aufgenommene Hauptspore ist mit einem großen Kern ausgestattet. In den Nebensporen sind Kerne selbst dann noch nachweisbar, wenn die Zellwand der fertilen Sporen bereits eine bräunliche Farbe angenommen hat.

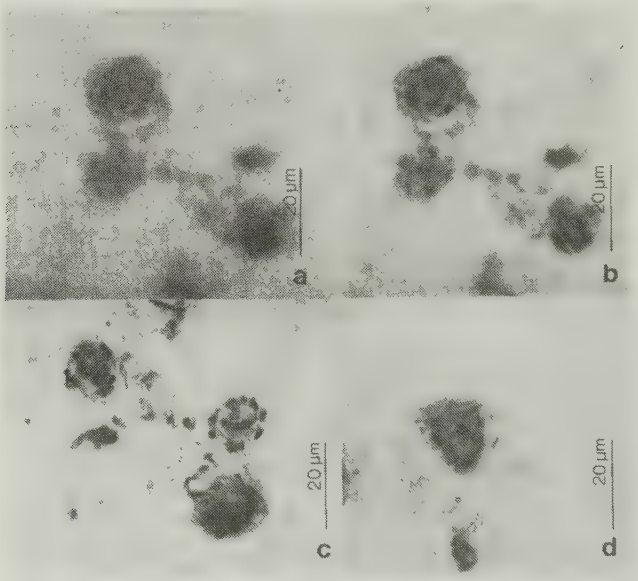


Abb. 93: Urocystis colchici - Kernfärbung fast reifer, aber noch nicht pigmentierter Sporenballen. Die Aufnahme a bis c zeigen den gleichen Sporenballen, in verschiedenen Fokusebenen aufgenommen; daraus geht hervor, daß die Soprenballen zahlreiche Kerne als Kernpaare oder Einzelkerne enthalten; d: die junge Hauptspore enthält einen großen, möglicherweise bereits diploiden Kern.

Sporenmorphologie (Abb. 94)

Die Sporenballen von Ur. colchici bestehen aus 1 bis 3, selten 4 Hauptsporen (Abb. 94a, b, c). Zahlreiche Nebensporen bilden eine fast lückenlose, einlagige Schicht um die Hauptsporen. Der Durchmesser beträgt im Schnitt (5-) 8,5 (- 14,0) auf (5-) 10,5 (- 13,0) µm; die Zellwanddicke übertifft mit bis zu 2,5 µm oft die der Hauptsporen, welche dort bei durchschnittlich 2 µm liegt. Die Gesamtgröße der Hauptsporen schwankt zwischen 8,5 - 17 µm einerseits und 12,5 - 17,5 µm andererseits. Der Mittelwert liegt bei ca. 15,5 x 14,5 µm. Der

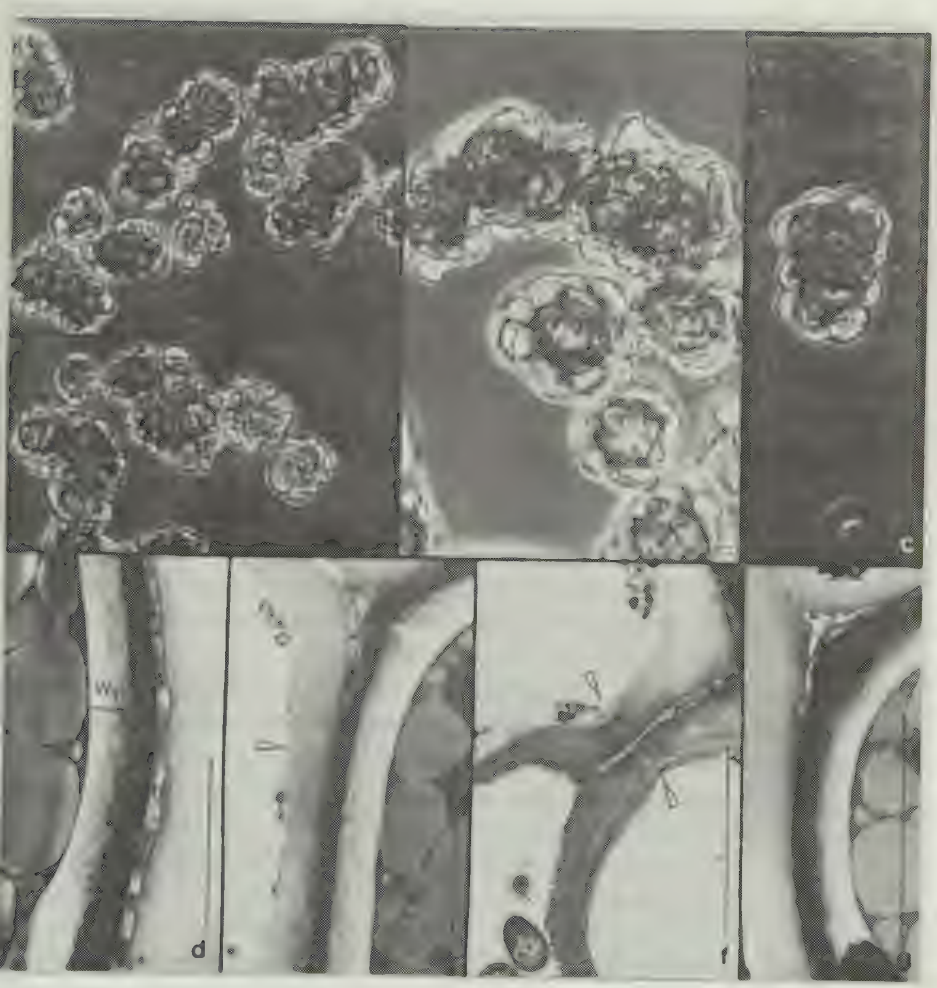


Abb. 94: Urocystis colchici – Morphologie der Sporenballen. a-b: die Nebensporen bilden eine einlagige, meist lückenlose Schicht um die Hauptsporen; die Zellwand der Hauptsporen besteht aus einer inneren, hellen (d: W1) und einer äußeren, dunklen Schicht (d: W2); die Nebensporenwand ist dagegen einschichtig (e); auch bei verdickter Zellwand bleiben ehemalige Septenporen noch erkennbar (f); Hauptsporen und Nebensporen stoßen fast lückenlos aneinander (g).

Gesamtdurchmesser der Sporenballen reicht von 21,5 - 35,0 µm und 21,5 - 37 µm, beträgt also durchschnittlich 29 x 34,5 µm. Die Hauptsporen des Sporenballens sind mit reichlich Reservesubstanz angefüllt. Ihre Zellwand ist zweischichtig aufgebaut. Auf eine innere, helle Schicht (Abb. 94d: W1) folgt eine stets schmälere, dunkle Schicht (Abb. 94d: W2). Der Übergang zwischen beiden ist fließend. Immer mehr Einsprengsel bedingen eine stärker werdende Tönung der Zellwand. Die Nebensporenwand ist sowohl in ihrer Färbung - Grauton - als auch in der Schichtung einheitlich (Abb. 94e: Pfeil). Der kontinuierliche Verlauf der parallelgelagerten Schichten ist nur im Bereich eines ehemaligen Septenporus der Hyphen unterbrochen (Abb. 94f: Pfeil). Hauptsporen und Nebensporen sind an den Kantenstellen nahezu nahtlos zusammengefügt (Abb. 94g).

Keimung der Sporen (Abb. 95, Abb. 96)

Frisch aufgesammeltes Sporenmaterial keimte - auf MYP oder Wasseragar ausgestreut und bei 10 bzw. 18 Grad Celsius inkubiert - nach ca. acht Tagen aus. Die Keimrate war stets niedrig. Sie änderte sich nicht wesentlich, wenn für die Versuche eingefrorenes, überwintertes oder trocken gelagertes Material verwendet wurde.

Erste Keimstadien zeigen sich als kurze, einfache Keimschläuche (Abb. 95a, b, c). Die Anzahl der sich im Promycel befindlichen Kerne ist sehr unterschiedlich. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß sich bei einigen der abgebildeten Stadien unter Umständen Kerne noch in der Spore befinden. Der ansonsten gleich breite Keimschlauch ist vereinzelt im basalen Abschnitt aufgewölbt (Abb. 95c, k). Während der anschließenden Wachstumsphase wird durch Bildung von Rückzugssepten ein apikaler, plasmaführender Abschnitt von einem basalen, hyalinen Teil abgesetzt (Abb. 95d - i). Das septierte, plasmaleere Keimschlauchstück kann sehr lang werden (Abb. 95i). Der Kernbesatz des plasmaführenden Abschnittes ist mit einem (Abb. 95d), zwei (Abb. 95e, i), drei (Abb. 95f) oder vier Kernen (Abb. 95g, h) wenig fixiert. Neben einfachen, unverzweigten Keimschläuchen treten auch septierte auf (Abb. 95k, l). Durch Septenbildung entstehen aus den noch dem Sporenballen ansitzenden (Abb. 95k) oder schon abgesetzten (Abb. 95l) Keimschlauch ein- oder zweikernige Abschnitte. Umgepolt, eventuell durch ungünstige Medienunterlage, wächst der Keimschlauch nicht apikal weiter, sondern bildet Seitenhyphen aus (Abb. 95m, n). Diese nehmen das gesamte Plasma auf, verzweigen sich und bilden selbst wieder Seitenhyphen.

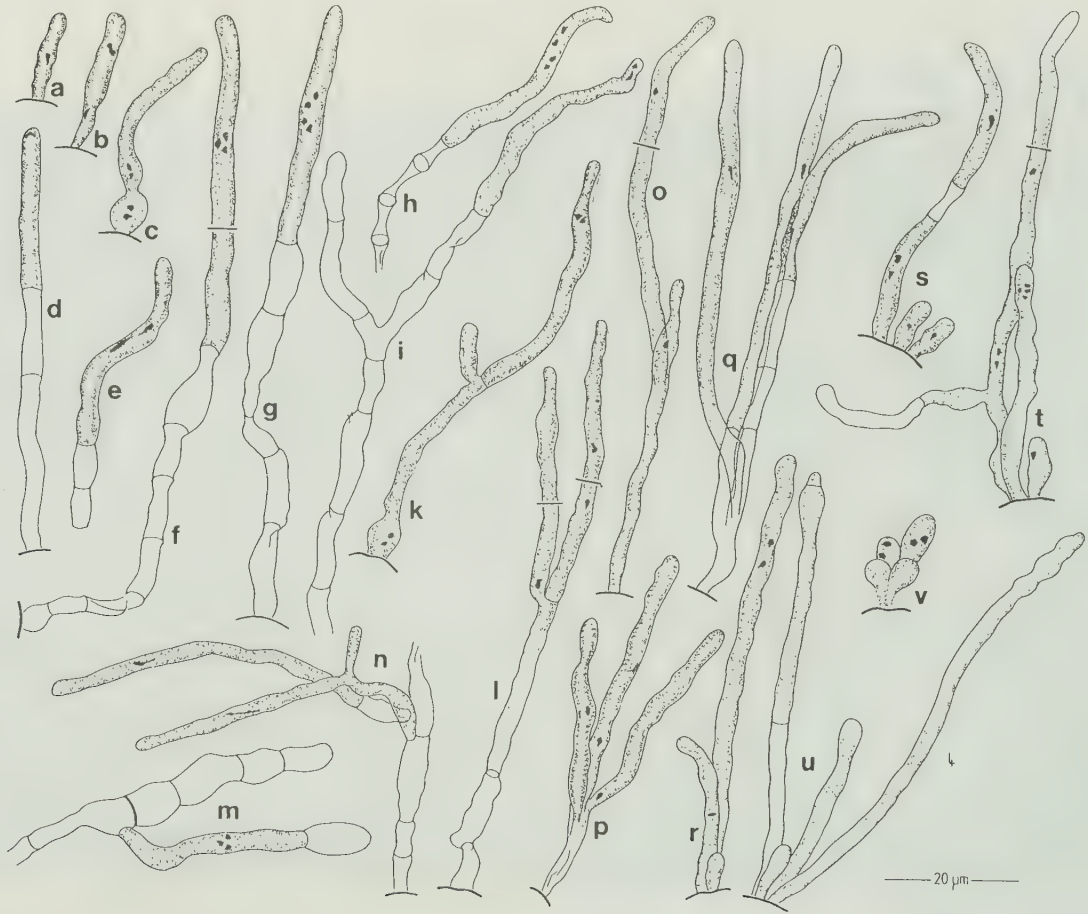
Bei einer anderen Art der Keimung entstehen nahe beieinander Hyphen, die an Promycel und Sporidien erinnern (Abb. 95o - v). Das, was den Sporidien entspräche, wächst aber in einer geraden Hyphe aus. Eine Sporidienstruktur setzt sich hiervon auch nicht andeutungsweise ab (Abb. 95o, p, q). Diese Keimhyphen sind basal nicht gegen einen gemeinsamen Hyphenabschnitt, der eventuell einem Promycel entspräche, abgegrenzt (Abb. 95p). Wenn Querwände gebildet werden, dann handelt es sich um Rückzugssepten (Abb. 95q). Die entstehenden Hyphenabschnitte sind einkernig. Manchmal entspringen die Keimhyphen eindeutig nebeneinander (Abb. 95r-u). Die unterschiedliche Kernzahl (Abb. 96r-t) ebenso wie die verschieden weit fortgeschrittenen Entwicklungsstadien legen den Schluß nahe, daß jede der Hyphen sich eigenständig entwickelt. Die unter Abb. 95 p bis v abgebildeten Keimhyphen scheinen einen gemeinsamen Ursprung zu haben. Die bei der Keimung entstandenen Hyphen ließen sich weder in Flüssig- noch in Festmedien weiterkultivieren. Es bilden sich gelegentlich aber auf den medienbeschichteten Objektträgern kleine, verzweigte Hyphensysteme (Abb. 96). Diese Hyphen besitzen reichlich Rückzugssepten. Plasmaführende Abschnitte befinden sich nur an den ein- oder zweikernigen Hyphenspitzen (Abb. 96a). Ein anderes Hyphensystem hat einen gemeinsamen Ursprungsort (Abb. 96b: Pfeil). Gelegentlich sind die Hyphen durch eine längere Plasmabrücke miteinander verbunden (Abb. 96: große Pfeile). Offensichtlich dienen die Brücken der Dikaryotisierung. Bemerkenswert ist eine helle Aussparung (Abb. 96b: Pfeil) in der - vom Betrachter aus gesehen - hinteren Zellwand des Hyphenabschnittes, der an der Brückenbildung beteiligt war. Alle plasmahaltigen Zellen sind zweikernig.

Haustorienbildung (Abb. 97)

Intrazellular wachsen die Hyphen von Ur. colchici zu verzweigten, unseptierten Haustorien heran (Abb. 97a). Bei gegenseitiger Berührung von Hyphen- und Wirtszellwand (Abb. 97b: HZW, WZW) bildet sich zunächst auf extrazellularer Seite eine schmale, elektronendichte Schicht (Abb. 97b: helle Pfeile). Sie setzt sich bedeutend schwächer als Penetrationsmatrix in der Wirtszellwand fort und bricht auf intrazellularer Seite wieder verstärkt hervor. In der parasitierten Zelle liegt an entsprechender Stelle das Plasmalemma der Zellwand nicht mehr direkt an, sondern ist aufgewölbt (Abb. 97b: dunkle Pfeile). Bei weiter fortgeschrittenem Befall kristallisiert sich ohne Übergang aus der Penetrationsmatrix die extrahaustoriale Matrix als eine elektronendichte

Schicht heraus. Sie ist der Hyphenzellwand und dem Plasmalemma der parasitierten Zelle zwischengelagert (Abb. 94c: HZW - ehM- WZW - Pl). Die Wirtszellwand ist im Apexbereich der haustorialen Hyphe zumeist dünner; stellenweise ist von ihr nichts mehr zu sehen. An der Peripherie der extrahaustorialen Matrix wird zunehmend die Abgliederung von Bläschen sichtbar; sie heben sich stets durch eine helle Umgrenzung von der dunkleren Grundmatrix ab (Abb. 97d: Pfeile). Das Plasmalemma der Wirtszelle ist z. T. sehr stark aufgefaltet (Abb. 97d: Pl); in seiner Nähe befinden sich u. a. Dictyosomen (Abb. 97d: D). Bei stärkerem oder längerem Befall vakuolisiert die Wirtszelle allmählich. Das Cytoplasma wird aber meist schon zu Beginn des Befalls auf einen wandständigen schmalen Belag zusammengedrängt (Abb. 97e, f). Es wird dabei manchmal einerseits vom Tonoplast der sich ausbreitenden Vakuole (Abb. 97e: T), andererseits vom Plasmalemma (Abb. 97e: Pl) begrenzt. Beim Kollabieren der Zelle stülpt sich das Plasmalemma durch den Cytoplasmabelag hervor (Abb. 97e, f: Pfeile). Zum Teil beinhalten diese Bläschen amorphes (Zellwand-?) Material. Die allmähliche Ausdünnung der extrahaustorialen Matrix, die gegenläufige Verdickung der Wirtszellwand sowie das sich immer stärker aufstülpende Plasmalemma sind in Abb. 94e gut erkennbar. Bei stärkerer Vergrößerung lassen sich die Vesikelumgrenzungen eindeutiger in Plasmalemma und Tonoplast auflösen (Abb. 97f: Pl, T).

Abb. 95: Urocystis colchici - Keimung der Sporen I. Die jungen Keimhyphen enthalten bis zu vier Kerne (a-c); mit ihrer Verlängerung geht die Bildung von Rückzugssepten einher (d-h); die Endzellen der Hyphen lösen sich später ab, auch sie besitzen bis zu vier Kerne (a, e-h); k: die Keimschläuche sind selten septiert, wenn sie noch mit der Spore in Verbindung stehen; l: gleiches Stadium wie k, der Keimschlauch besitzt aber bereits Rückzugssepten; i, m, n: der Keimschlauch wächst nicht apikal weiter, sondern bildet Seitenhyphen mit unterschiedlichem Kernbesatz; o-q: Keimhyphen mit gleichem Ursprungsort an der Spore, die an Promycel- und Sporidienbildung erinnern; r-u: zwar nahe beieinander, aber deutlich voneinander getrennt entstehende Keimhyphen; ihre eigenständige Entwicklung wird möglicherweise durch den unterschiedlichen Kernbesatz und das verschieden weit fortgeschrittene Entwicklungsstadium dokumentiert; v: Stadium der Promycel- und Sporidienbildung?


a
b
c
d
e
f
g
h
i
k
l
m
n
o
p
q
r
s
t
u
v
20 µm

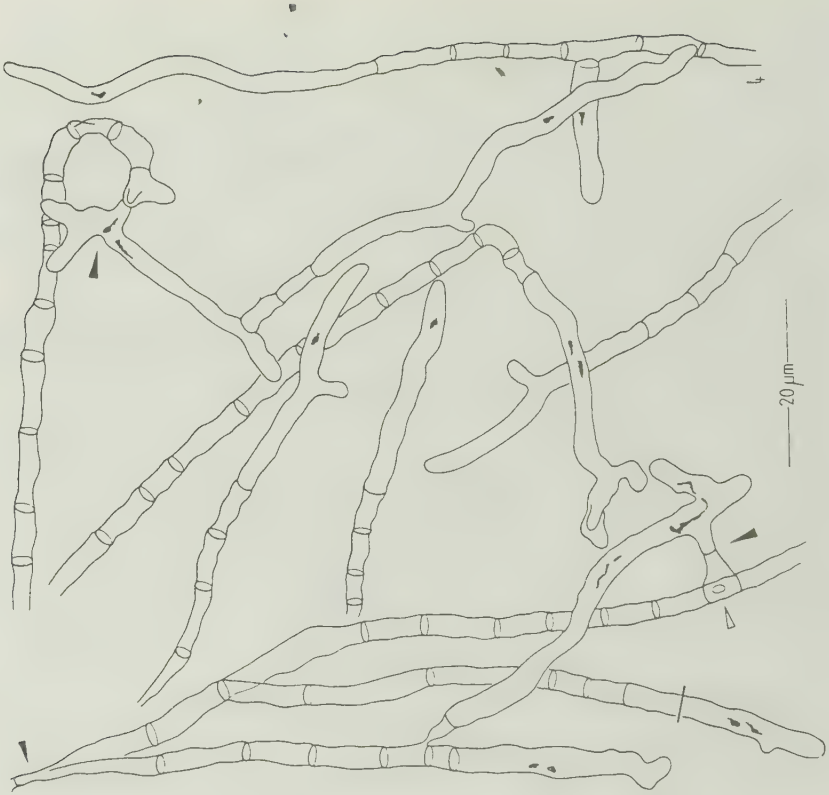
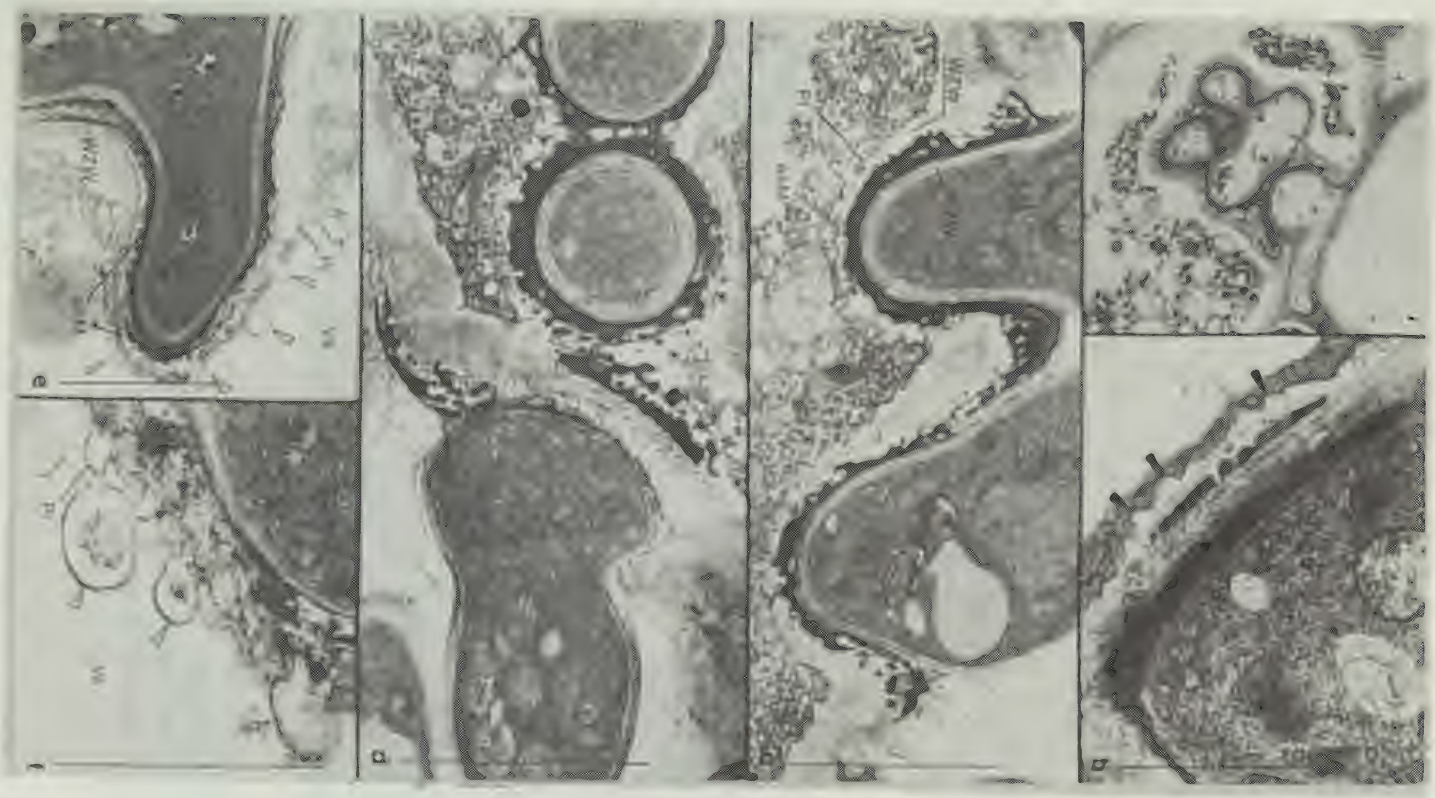


Abb. 96: Urocystis colchici - Keimung der Sporen II. Auf medienbeschichteten Objektträgern entstandenes Hyphengeflecht; die großen Pfeile weisen auf anastomisierende Hyphen hin, die der Einleitung der Dikaryophase dienen.

Abb. 97: Urocystis colchici - Haustorienbildung. a: der Haustorienkörper ist lobenartig verzweigt; b: Ausbildung einer Penetrationsmatrix, die die Zellwand der Wirtszelle bereits stark durchsetzt hat; c, e: die extrahaustoriale Matrix gliedert in dem der Wirtszelle zugewandten Bereich Bläschen ab; diese heben sich von der Grundmatrix stets durch eine helle Umgrenzung ab; e, f: beim Kollabieren der Wirtszelle hält das Plasmalemma den Haustorium bzw. der extrahaustorialen Matrix nicht mehr stand; es stülpt sich aus und wird dann meist direkt vom Tonoplast der sich ausbreitenden Vakuole begrenzt.



Septenporus (Abb. 98)

Ein einfacher Porus unterbricht den Verlauf der Hyphenquerwände nahezu in der Mitte (Abb. 98). Das Septum spitzt sich am Porusrand nur leicht zu (Abb. 98b, c). An seinen schwach abgeschrägten Wänden setzen diesseits und jenseits der hellen Mittellamelle zwei "Doppelmembranen" an (Abb. 98a, b, c). In einem Fall (Abb. 98a) hat es den Anschein, als ob sich die äußere der "Membranen" direkt in das Plasmalemma der Zelle fortsetzen würde. Im Gegensatz zur "Innenmembran" kann die äußere gelegentlich aufgeplatzt sein (Abb. 98b). Beide "Membranen" sind stets leicht gewölbt. In ihrer Nähe befinden sich manchmal kleinere Vesikel oder sogar größere Pfropfen (Abb. 98c). Diese Pfropfen grenzen aber nicht direkt an die 'Membran', sondern sind von ihr durch einen kleinen, schmalen Bereich getrennt (Abb. 98c: Pfeil).

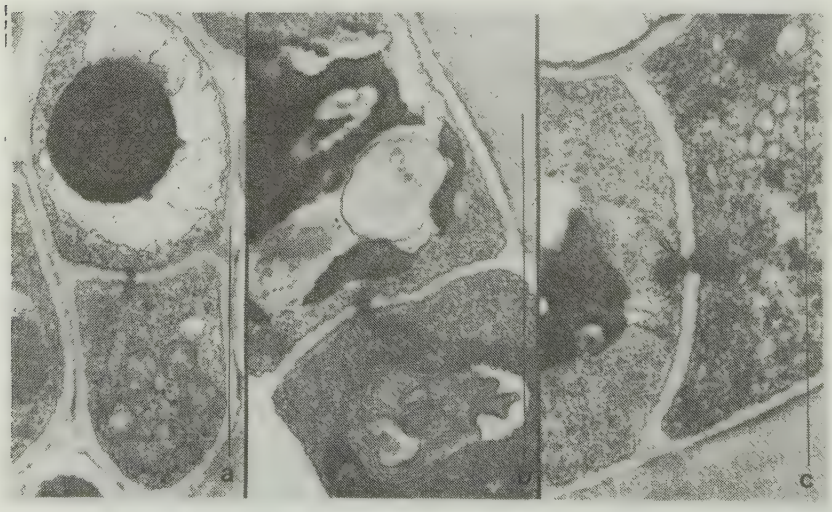


Abb. 98: Urocystis colchici - Septenporus. a: die Septen sind gleich breit; am distalen Ende sind sie leicht zugespitzt (a-c); der zentrale Porus wird von zwei "Doppelmembranen" verschlossen; die äußere der "Membranen" steht möglicherweise mit dem Plasmalemma der Zelle in Verbindung (a).

Urocystis ranunculi (LIBERT) MOESZ
(auf Ranunculus repens L.)

Die Ranunculaceen sind mit ca. 2000 Arten überwiegend in den gemäßigten und kalten Zonen der nördlichen und südlichen Hemisphäre verbreitet. Die Gattung Ranunculus umfasst etwa 300 vorherrschend nördlich extratropisch vorkommende Arten. Der kriechende Hahnenfuß, Ranunculus repens, vermehrt sich ausgiebig auf vegegtativem Wege durch Bildung oberirdischer Ausläufer , welche sich auf den Boden legen und festwurzeln. Dadurch kann die - übrigens kaum giftige - Pflanze besonders auf Futterwiesen schädlich werden (HEGI iII:540ff., 557f.).

Befallsbild (Abb. 99)

Die Sporenlager von Ur. ranunculi sind auf Blattspreiten, an den Blattscheiden und an den Stengeln - hier fast bis in Wurzelnähe - zu finden (Abb. 99). Auf der Blattoberseite ist in jungen Stadien an den Stellen, an denen sich Mycel ausgebreitet hat, eine kleine Eindellung zu sehen. Aufgebrochene Sporenlager sind aber vorwiegend auf der Blattunterseite anzutreffen. Als krebsartige Geschwülste überziehen sie bei starkem Befall oft den gesamten Stengel.

Mycel (Abb. 100, Abb. 101)

Die Hyphen von Ur. ranunculi sind zwischen 2,5 und 4 µm breit. Sie verlaufen überwiegend zwischen den Zellen. Die Bildung von Seitenhyphen geht oft mit der Entstehung schnallenähnlicher Strukturen einher (Abb. 100: schwarze Pfeile). Eine Aussparung im Zentrum der zusammenstoßenden Septen ist meist deutlich zu erkennen. Des weiteren sind Septen anzutreffen, die die Hyphen nur bis zur Hälfte durchtrennen: Pseudosepten (Abb. 100, Abb. 102: helle Pfeile). Sie versurachen meist die Aufwölbung einer der Hyphenwände. Gelegentlich ist Anastomosenbildung zwischen den Hyphen zu beobachten (Abb. 100: Doppelpfeil). Der feinstrukturelle Aufbau der Pseudosepten ist mit der anderer Querwände identisch (Abb. 101a). Eine helle schmale Mittellamelle (Abb. 101a: M1) wird von zwei Schichten flankiert, die eine Fortsetzung der seitlichen Hyphenwand

Abb. 99: Urocystis ranunculi - Befallsbild mit Sporenlagern an Stengel (a), Blättern (b) sowie im Rhizom-nahen Bereich.

darstellen und sich am Septenende ampullenförmig erweitern. Das ganze Septum ist vom Plasmalemma (Abb. 101a: Pl) überzogen. Die helle Mittellamelle stößt nicht ganz bis in die Ampulle vor. Häufig sind bei der genannten Art von Septen Poren vorhanden (Abb. 101b, c: P). Bei der in Abb. 101b mit einem Pfeil bezeichneten Stelle dürfte es sich nicht um die beginnende Bildung eines Pseudoseptums handeln, sondern um eine Einfaltung der lateralen Hyphenwand, entstanden durch einen Hyphenknick. Gelegentlich befinden sich in Nähe der Pseudosepten Kerne oder ein Kernpaar, die aber durch das betreffende Septum nicht getrennt, sondern im gleichen Hyphenabschnitt zusammengedrängt werden. Abb. 101d zeigt typische Psudoschnallen. Bei der links dargestellten Hyphe ist der hellere Bereich (Abb. 101d: schwarzer Pfeil) lediglich durch Auseinander-

weichen entlang der Mittellamelle entstanden; die vom oberen Bildrand herablaufende Hyphe grenzt an die beiden unteren über ihre Mittellamelle an. Die Hyphe im rechten Bild zeigen eine azentrisch gelegene, kreisrunde Aussparung.

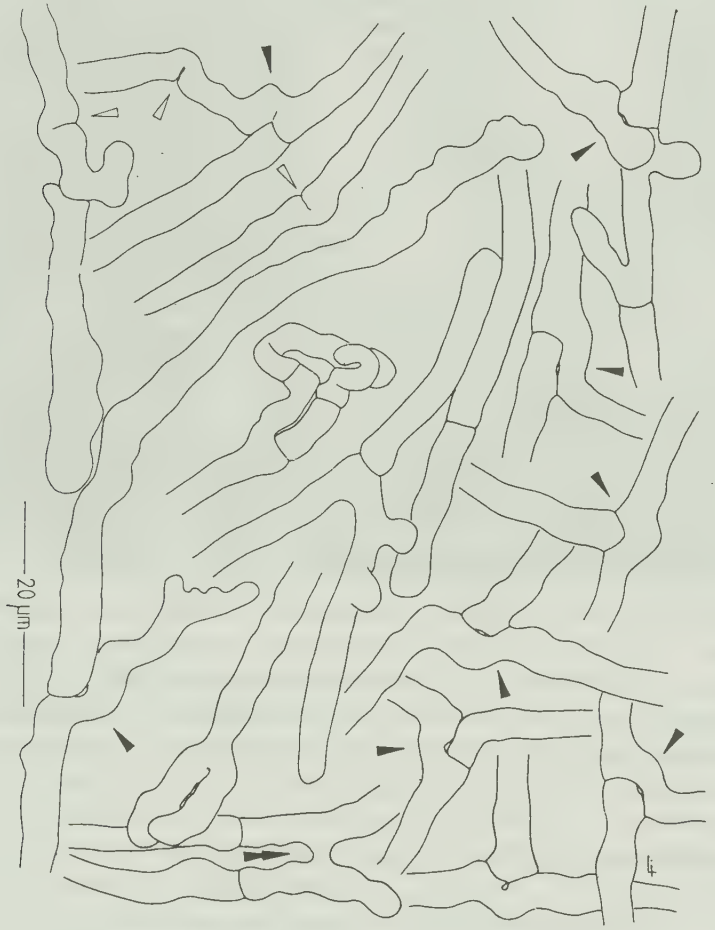


Abb. 100: Urocystis ranunculi - Hyphen vor der Sporenbildung sind annähernd gleich breit; auffallend an ihnen sind Pseudosepten (helle Pfeile) und Pseudoschnallen (schwarze Pfeile); gelegentlich ist zwischen den Hyphen die Bildung von Anastomosen zu beobachten (Doppelpfeil).

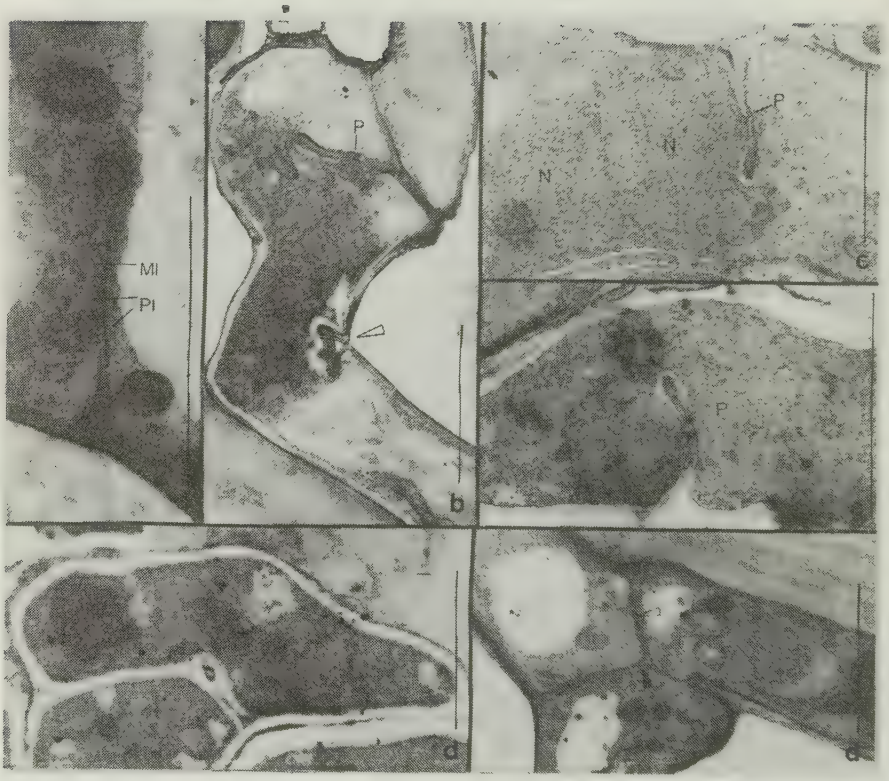


Abb. 101: Urocystis ranunculi - Ultrastruktur der Hyphen. a: Pseudoseptum mit charakteristisch erweitertem distalen Ende; davon zu unterscheiden sind Einfaltungen der Hyphenseitenwand, die durch einen Hyphenknick entstehen (b); c: Pseudoseptum mit einem Porus, vor dem Septum befinden sich zwei Kerne; d: die Pseudoschnallen besitzen oftmals eine unterschiedliche Ultrastruktur.

Sporenbildung (Abb. 102)

Mit beginnender Sporenbildung sind vermehrt angeschwollene und sich verknäuelnde Hyphen anzutreffen (Abb. 102a, b). An den Hyphenenden (Abb. 102c) und im interkalaren Bereich (Abb. 102d) werden zunächst noch kleine Knäuel sichtbar. Ihr Umfang nimmt rasch zu (Abb. 102e), gleichzeitig tritt eine Gliederung ihres Plasmas auf (Abb. 102g, f). Zum Teil erfolgt dies schon bei den sehr

jungen Stadien (Abb. 102d). Charakteristisch ist dabei, daß klare Konturen häufig nicht mehr sichtbar sind. Durch Septenbildung wird schließlich die in den Mycelhäufchen konzentrierte Plasmamasse endgültig zergliedert (Abb. 102h). Vereinzelt scheinen die jungen Sporenballen von einer gemeinsamen Hülle umgeben zu sein (Abb. 102h). Zwischen den fast reifen, dicht mit Plasma vollgepackten Sporenballen (Abb. 102i) sind fast nur noch hyaline oder schon kollabierte Hyphen anzutreffen. Vereinzelt haften sie den Sporenballen noch an, lösen sich aber bald vollständig ab. Durch Vakuolisierung der Zellen, die die Nebensporen bilden, durch Verdickung der Zellwände und Pigmentierung entstehen aus den jungen, vollständig plasmatischen Sporenballen (Abb. 102k) schließlich die in zwei Sporenformen differenzierten, reifen Sporenballen (Abb. 1021).

Sporenballenmorphologie (Abb. 103)

Die braunen Sporenballen von Ur. ranunculi nehmen als Masse eine fast schwarze Farbe an. Ein Sporenballen ist aus 1 - 2 (-3) Hauptsporen und (0-) 1 - 3 (-6) Nebensporen aufgebaut (Abb. 103a, b, c). Die großen blasenartigen Nebensporen umgeben die Hauptspore(n) nie vollständig. Ihre durchschnittliche Größe liegt bei 11,5 x 12 µm bei einer Schwankungsbreite von 7 - 12 x 7 - 16 µm. Die Zellwand ist manchmal über 1,5 µm dick. Die plasmaführenden Hauptsporen können eine bis zu 3 µm dicke Zellwand besitzen. Ihr Durchmesser liegt im Bereich von 11,5 - 16 x 10 - 20 µm; das sind im Schnitt 16 x 14 µm. Die Zusammengruppierung von Hauptsporen und Nebensporen führt zu 29,5 x 30 µm großen Sporenballen; obere und untere Grenzwerte liegen bei 15 - 33 x 16 - 40 µm.
Der feinstrukturelle Aufbau von Hauptsporen- und Nebensporen-Zellwand zeigt eine unterschiedliche Wandschichtung (Abb. 103c, d, e). Die Zellwand der Hauptsporen besteht aus einer inneren, helleren (Abb. 103d: W1) und einer nahezu gleich breiten, äußeren und dunkleren Schicht (Abb. 103d: W2). Dagegen erscheint die Nebensporenwand einheitlich aufgebaut (Abb. 103e: heller Pfeil). Auch hier ist die Wand im Bereich ehemaliger Septenporen nicht durchgehend gleich verdickt (Abb. 103e: dunkle Pfeile).

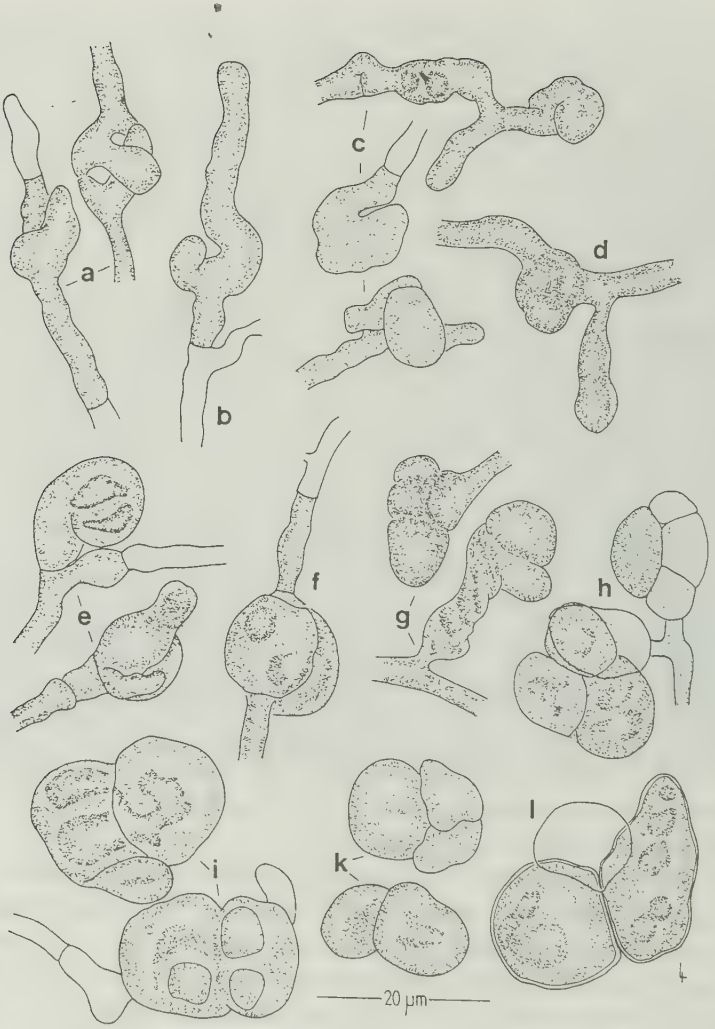


Abb. 102: Urocystis ranunculi - Ablauf der Sporenbildung. Die sporogenen Hyphen schwellen lokal im apikalen oder interkalaren Bereich an (a-d); der Umfang der Sporenballeninitialen nimmt zu (e, f), damit geht eine Unterteilung der Plasmamasse einher (g, h); i: alsbald trennen sich asporogene und sporogene Bereiche; die asporogenen Hyphen trennen sich vom jungen Sporenballen (k); l: reifer Sporenballen mit 2 Hauptsporen und 1 Nebenspore.

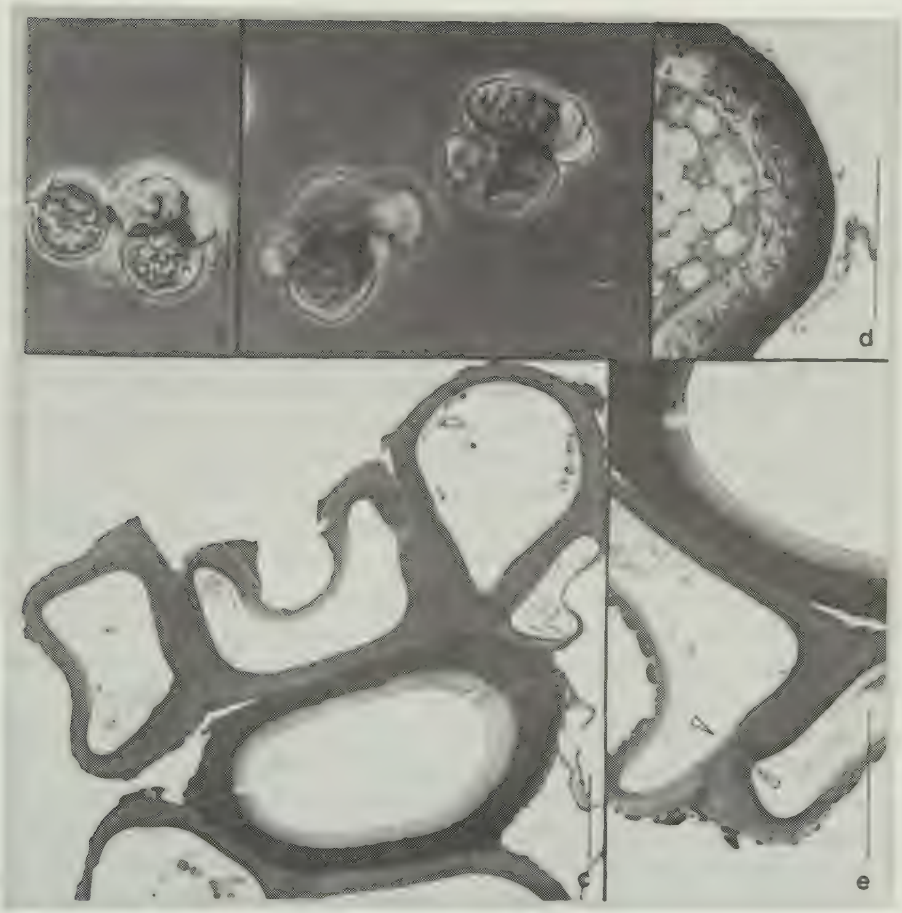


Abb. 183: Urocystis ranunculi - Morphologie der Sporenballen. Die Sporenballen bestehen aus wenigen Hauptsporen und haben oftmals gar keine oder nur eine Nebenspore (a, b); die Hauptsporen sind niemals ganz von den Nebensporen umhüllt (c); d: die zweischichtige Hauptsporenwand besteht aus einer inneren, hellen Schicht (W1) und einer äußeren, dunkleren Lage (W2); e: die Nebensporenwand ist einschichtig; im Bereich ehemaliger Poren ist ihre Schichtung uneinheitlich (Pfeil).

Keimung der Sporen (Abb. 104)

Die Auskeimung erfolgt in der Mehrzahl unter Bildung von Promycel und Sporidien (Abb. 104a - e). Das Promycel wird bis zu 10 µm lang und 1,5 µm breit. Apikal bildet es eine nicht fixierte Anzahl von Sporidien: zwei (Abb. 104a), drei (Abb. 104b-c), vier (Abb. 104d) oder sechs (Abb. 104e). Die meist schwach gekrümmten Sporidien neigen anfangs leicht zusammen (Abb. 104b: Pfeil), spreizen sich allmählich (Abb. 104c, 1) und weichen nicht selten bis zu einem Winkel von 180 Grad auseinander (Abb. 104d, f, i, k). Zwischen den überwiegend einkernigen Sporidien werden basal Brücken gebildet (Abb.104f - r); mehr als zwei pro Sporidiengruppe (Abb. 104f) wurden nicht beobachtet. Diese gemeinsame Verbindung ist anfangs offen (Abb. 104g - k), wird aber später durch ein Septum geschlossen (Abb. 104l). Gegen das Promycel kann sie deutlich abgesetzt sein (Abb. 104g, h) oder in freier Verbindung stehen (Abb. 104i, j, k). Fig. 1 der Abb. 104 verdeutlicht, warum die Brücke zwischen den Sporidien auch "Hufeisenbrücke" bezeichnet wird. Sie entspricht einer Kopulationsbrücke, da über sie der Austausch von Kernen und Plasma stattfindet (Abb. 104: z. B. j, p, r). Die Sporidien bleiben in der Regel dem Promycel anhaften, lösen sich vereinzelt aber doch ab (Abb. 104m) und - wie Figur n zeigt - sogar mit einem Stück Promycel. Nach erfolgter Kern- und Plasmawanderung über die Kopulationsbrücke wird das hyalin werdende Sporidium mit einem Rückzugsseptum verschlossen (Abb. 104o, p). Das Acceptor-Sporidium sowie jedes einzeln stehende Sporidium (Abb. 104k, q, r, t: Pfeil) wachsen apikal mit einer Hyphe aus. Im Normalfall enthalten die Hyphen, die aus Sporidienpaaren ihren Ursprung genommen haben, zwei Kerne (Abb. 104s), doch sind auch drei Kerne beobachtet worden (Abb. 104p). Neben der Bildung von Promycel und Sporidien gibt es für die Sporen außerdem die Möglichkeit, nur mit Hyphen auszukeimen (Abb. 104v, w, x). Gelegentlich werden am gleichen Sporenballen beide Keimungsarten realisiert (Abb. 104u): eine der beiden Hauptsporen hat Sporidien gebildet, die andere Keimhyphen. Die Anzahl der Keimhyphen pro Spore ist unterschiedlich (Abb. 104v, w, x). Anfangs noch voll plasmatisch (Abb. 104w, x: Pfeile), wird bei einsetzendem Längenwachstum das Cytoplasma mehr und mehr im apikalen Bereich konzentriert. Je länger die Keimhyphen sind, desto mehr Rückzugssepten besitzen sie im basalen Bereich (Abb. 104x). Der septierte, plasmaleere Keimschlauchabschnitt kollabiert bald, dadurch werden die plasmahaltigen, apikalen Hyphenabschnitte freigesetzt (Abb. 104y). Gleiches geschieht dort, wo Hyphen nach der Kopulation von Sporidien entstanden sind. Die Hyphenabschnitte sind

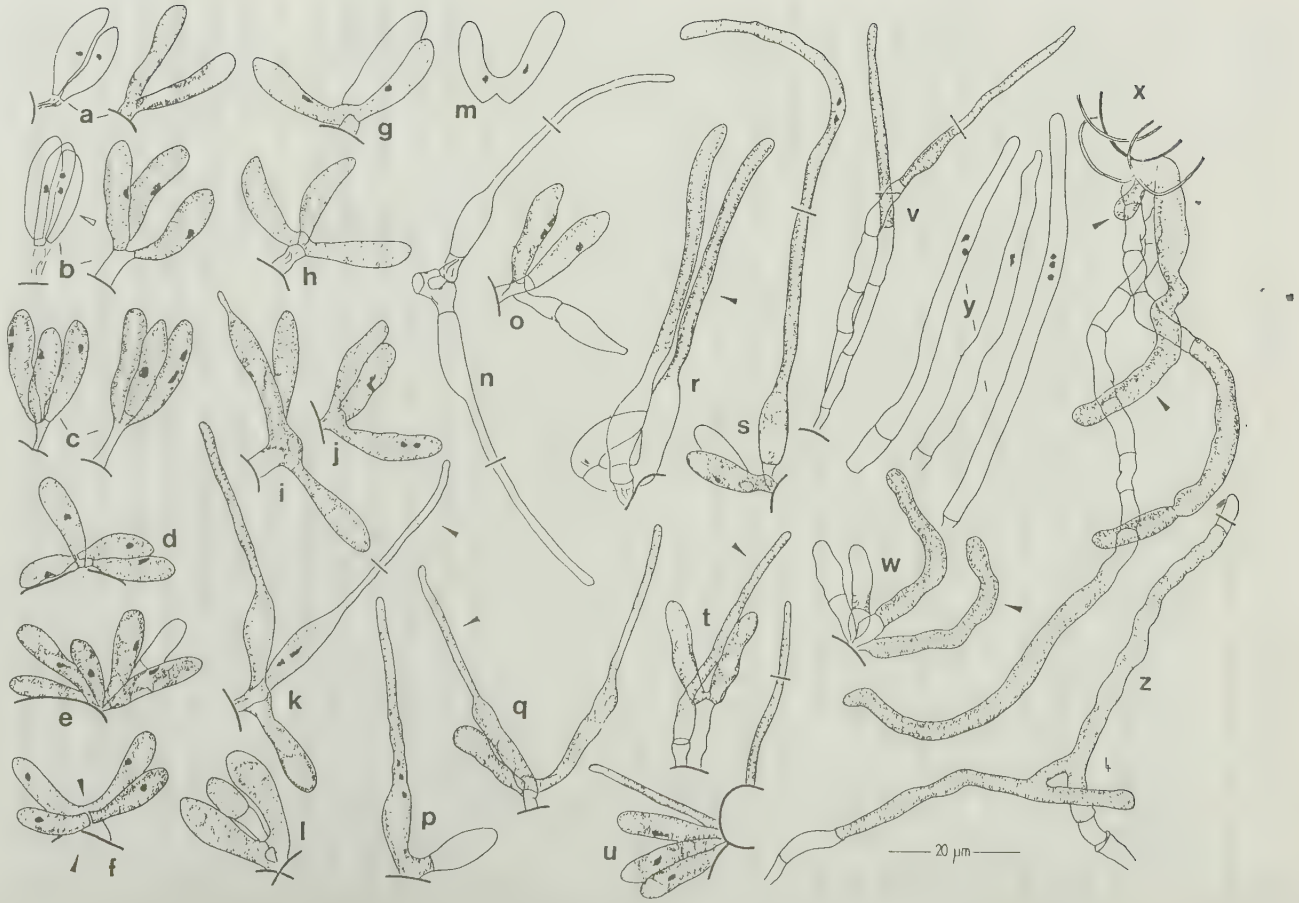
ein-, zwei- oder dreikernig (Abb. 104y). Manchmal wird zwischen ihnen die Bildung von Anastomosen beobachtet (Abb. 104z).

Kultivierung des Mycels (Abb. 105)

So hoch die Keimrate der Ur. ranunculi-Sporen auch war, die bei der Keimung gebildeten Hyphen ließen sich nur schwer kultivieren; Mycel, das auf dem 1,5%-igen Agar in den Petrischalen entstanden war, ging dort sehr bald ein. In Nährlösungen übertragen, entwickelte es sich jedoch weiter. Leider waren die Kulturen bei längerer Inkubationszeit durchgehend so stark mit Hefen kontaminiert, daß ein weiteres Wachstum seitens der Hyphen unterbunden wurde. Soweit beobachtet, bilden die Hyphen in vitro spärlich Septen aus (Abb. 105a). Auffallend ist ein hoher Anteil an Reservematerial (Abb. 105b). Gelegentlich entstehen große, blasenartige Anschwellungen, die sich von den Hyphen ablösen können. Bemerkenswert ist außerdem die annähernd gleiche Breite der Hyphen. Zwiwchen den Hyphen werden gelegentlich Anastomosen gebildet (Abb. 105a: heller Pfeil)

Abb. 104: Urocystis ranunculi - Keimung der Sporen I. a-e: Bildung einer unterschiedlichen Anzahl von Sporidien; sie sind in der Mehrzahl einkernig; f-l: zwischen den noch nicht abgelösten Sporidien werden basal Kopulationsbrücken ausgebildet; m: Bildung einer Kopulationsbrücke zwischen einem abgelösten Sporidienpaar; n-p: Bildung von Rückzugssepten im Brückenbereich oder innerhalb der Sporidien nach erfolgter Kern- und Plasmawanderung; q-t: das Acceptor-Sporidium eines Kopulationspaares und jedes Sporidium, das nicht zur Kopulation gelangt ist, wachsen mit Hyphen weiter; Sekundärsporidienbildung tritt nicht auf; u-x: neben Promycel- und Sporidienbildung wird oft ein anderer Keimungstyp realisiert: es bilden sich dabei nur Hyphen, die in keinerlei Verbindung untereinander stehen; y: die aus beiden Keimungsarten hervorgegangenen Keimschläuche sind ein-, zwei- oder dreikernig; z: Anastomosenbildung zwischen zwei Hyphen.

(Die Abbildung befindet sich auf der nächsten Seite.)


a
b
c
d
e
f
g
h
i
j
k
l
m
n
o
p
q
r
s
t
u
v
w
x
y
z
20 µm

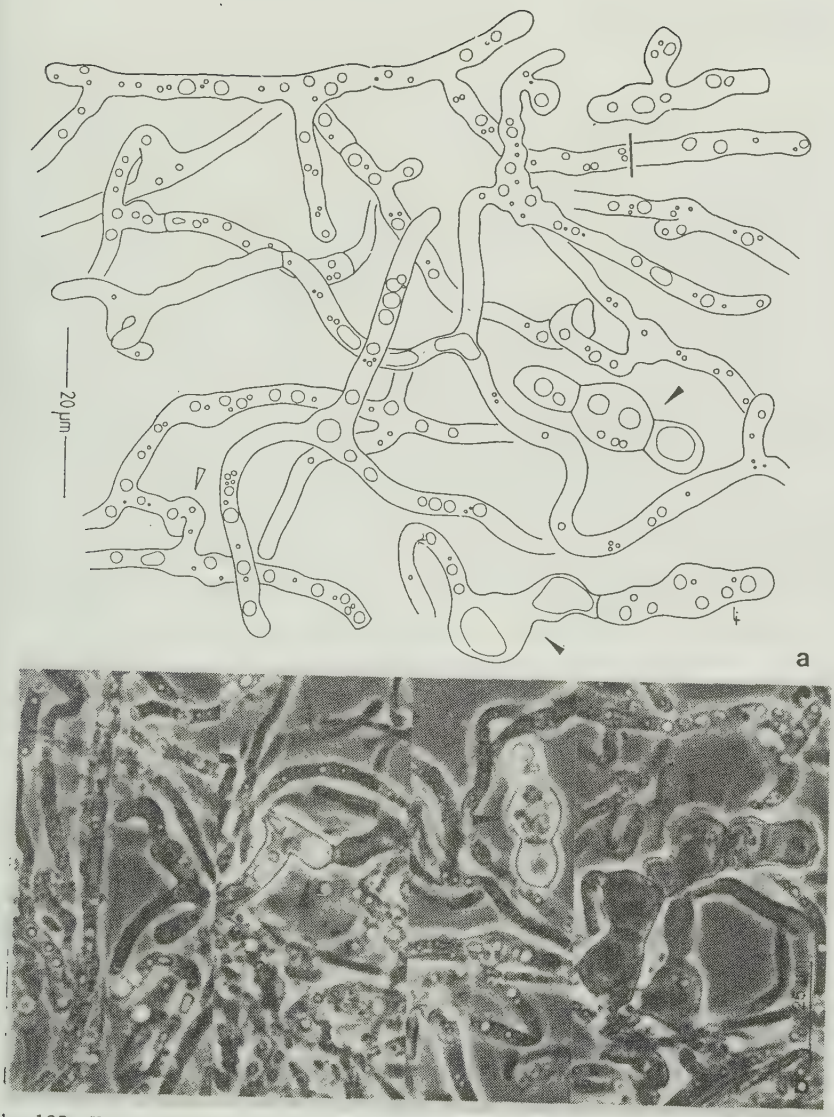


Abb. 105: Urocystis ranunculi - Keimung der Sporen II. Kultur des bei der Sporenkeimung entstandenen Mycels. Nach geraumer Inkubationsdauer bilden sich an den Hyphen große, blasenartige Anschwellungen (a, b: schwarze Pfeile); die Hyphen besitzen sehr viel Reservematerial.

Haustorienbildung (Abb. 106)

Die Hyphen von Uf. ranunculi dringen anscheinend auf unterschiedliche Art und Weise in die Zellen ihres Wirtes ein (Abb. 106a - e). Dies geschieht zum einem mit der gesamten Hyphenbreite (Abb. 106a, b, c). Dabei kann in der haustorialen Hyphe auf Höhe der Wirtszellwand ein Septum eingezogen werden (Abb. 106b: Pfeile) oder der letztlich das Haustorium bildende Hyphenteil wird von seiner rückwärtigen Partie außerhalb der Zelle abgetrennt wird (Abb. 106c: Pfeile). Zum anderen passieren manche Hyphen einen verengten Kanal, bevor sie intrazellular den Haustorienkörper bilden (Abb. 106d: Pfeile). Doch kann die gleiche Hyphe, an zwei verschiedenen Stellen angeschnitten (Abb. 106c, e), einerseits eine verengte Durchtrittsstelle aufweisen, andererseits ist davon fast nichts zu bemerken. Der Kontakt zwischen Hyphen- und Wirtszellwand manifestiert sich in der Bildung einer ausgeprägten extrahaustorialen Matrix (Abb. 106: ehM). Sie ist recht unterschiedlich dick und läßt in ihren peripheren Bereichen vermehrt Bläschenbildung erkennen (Abb. 106b, c, f, g, h: B). Die Bläschen sind teils heller, teils dunkler als die Grundmatrix und sind von ihr stets durch eine helle Umgrenzung abgehoben. Bei schwächer werdendem Kontakt zwischen Hyphen- und Wirtszellwand dünnt die extrahaustoriale Matrix aus bzw. scheint in der Wirtszellwand zu verlaufen (Abb. 106a, b, c: kleine, dunkle Pfeile). Die extrahaustoriale Matrix hat keinen direkten Kontakt zum Wirtscytoplasma. Zwischen beiden befindet sich zumindest das Plasmalemma (Abb. 106). c, e, f:Pl). Dieses ist an manchen Stellen stärker ausgestülpt (Abb. 106a: Pl). Dicht neben der vesikelartigen Ausstülpung befindet sich ein multivesikulärer Körper (Abb. 106a: MK); zumindest in der dargestellten Schnittebene ist er in keinem erkennbaren Kontakt mit den Aussackungen des Plasmalemmas. In manchen Fällen entwickelt sich um den Haustorienkörper eine Wirtszellwand (Abb. 106a, d, g, h: WZW), die ebenfalls recht unterschiedlich stark sein kann. Die Aufnahme h der Abb. 106 erweckt den Eindruck, als ob sich die Dicke von Wirtszellwand und extrahaustorialer Matrix gegenläufig verhalten: je dicker die Matrix desto dünner die Zellwand. Das Wirtsplasmalemma im Haustorialbereich ist teils stark aufgefaltet, teils erscheint es glatt. Die karyologischen Verhältnisse der Haustorien ließen sich nicht eindeutig feststellen. Vielleicht einkernig sind sie in Abb. 106a und b, möglicherweise zweikernig in Abb. 106d. Vorwiegend Mitochondrien lassen sich in den Haustorien nachweisen, vereinzelt Lipidkörper (Abb. 106: M, Ök) und aufgefaltete Membranen (Abb. 106a: heller Pfeil). Auffallend viele tubuläre/vesikuläre Strukturen befinden

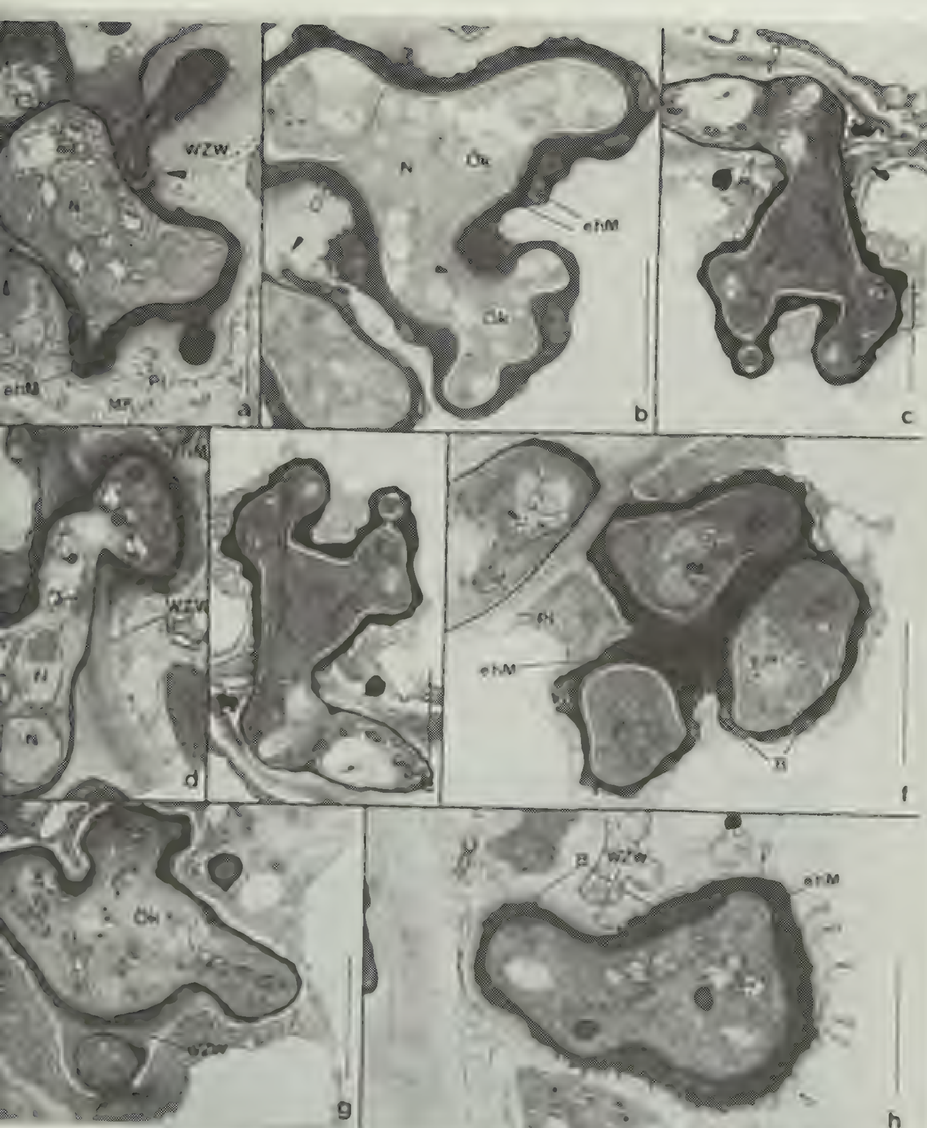
sich in manchen Fällen nahe des Plasmalemmas in der Wirtszelle (Abb. 106a, h: Pfeile).

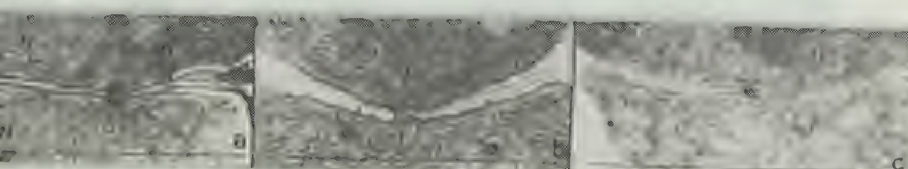
Septentyp (Abb. 107)

Die Septen von Ur. ranunculi sind zentral von einem einfachen Porus durchbrochen. Der Porusrand ist nahezu gerade verlaufend bzw. leicht vorspringend (Abb. 107b, c). Zwei "Doppelmembranen", die diesseits und jenseits der hellen Mittellamelle ansetzen (Abb. 107a, b: Ml), versperren den direkten Durchgang durch den Poruskanal. Die "Doppelmembranen" sind stark oder leicht aufgewölbt (Abb. 107a, b) oder mehr oder weniger gerade ausgestreckt (Abb. 107c). Ob das Plasmalemma, das den Hyphenquerwänden relativ eng anliegt, sich in Form der "Doppelmembranen" über den Porus hin fortsetzt, kann nicht eindeutig ausgeschlossen werden. Bei dem in Abb. 107b dargestellten Porus ist jeweils die äußere "Membran" aufgerissen (Pfeile). Die Septen laufen in Richtung Porus leicht konisch zu und sind an ihren Enden, die den Porusrand bilden, mehr oder weniger spitz zulaufend (Abb. 107b, c), zuweilen leicht abgerundet bis gerade (Abb. 107a).

Abb. 106: Urocystis ranunculi - Haustorienbildung. In der Regel dringen die Hyphen mit ihrer ganzen Breite in die Wirtszellen ein (a-c); der Haustorienkörper ist unseptiert; manchmal befinden sich jedoch Septen auf Höhe der Durchtrittstelle durch die Wirtszellwand (b) oder ganz in der Nähe (c); selten ist die haustoriale Hyphe auf Höhe der Wirtszellwand verengt (d, e); eine eventuell vorhandene Verengung in diesem Bereich kann auch von nicht median geführten Schnitten herrühren; (die Aufnahmen c und e zeigen die gleiche Hyphe); normalerweise befinden sich die Kerne im Haustorium (z.B. a), das wie die interzellularen Hyphen dikaryotisch ist (d); ganz unterschiedlich sind die Haustorien nur vom Wirtsplasmalemma umgeben (f) oder von einer partiell erheblich dicken Zellwand des Wirtes (g, h); unabhängig davon ist die Substruktur der extrahaustorialen Matrix stets gleich (c, e, h: ehM); diese schnürt in ihrem peripheren Bereich Bläschen ab, die sich stets von der Grundmatrix abheben.

Abb. 107: Urocystis ranunculi - Septenporus. Der zentrale Porus wird von zwei "Doppelmembranen" verschlossen; sie sind in der Regel aufgewölbt (a, b), seltener gerade ausgestreckt (c); die äußere der beiden "Membranen" ist im Gegensatz zur inneren häufig aufgeplatzt (b: Pfeile).


WZW
ehM
N
Ck
MF
a
b
c
d
f
g
h


a
b
c

Urocystis anemones (PERSOON) WINTER
(auf Anemone nemorosa L.)

Anemone nemorosa ist ein zeitiger Frühjahrsblüher. Die Art ist häufig und wächst meist gesellig an humosen Stellen auf allen Bodenarten (HEGI III:532). Der Befall einer Pflanze durch Ur. anemones ist bereits in frühen Stadien erkennbar. Dort, wo sich Mycel gebildet hat, sind die Blätter oder Blattabschnitte leicht eingekrümmt. Infektionsstellen am Stengel und auf den Blattflächen fallen durch leicht weißliche Erhebungen auf (Abb. 108). Die fast reifen Sporenlager bilden große Brandbeulen, über die sich die silbrig schimmernde Wirtsepidermis wölbt (Abb. 108). Diese reißt bei der Sporenreife an mehreren Stellen auf und gibt die fast schwarze Sporenmasse frei.

Abb. 108: Urocystis anemones - Befallsbild. Infektionsbeulen bzw. Brandsporenlager auf der Blattunterseite von Anemone nemorosa.

Mycel (Abb. 109)

Die Hyphen von Ur. anemones zeigen reichlich Verzweigungen. In der Mehrzahl der Fälle sind an Schnallen erinnernde Strukturen Ausgangspunkt für die Entstehung von Seitenhyphen (Abb. 109: dunkle Pfeile, man vergleiche dagegen die mit einem hellen Doppelpfeil gekennzeichneten Seitenhyphen). Aus den fertigen Strukturen ist selten klar ersichtlich, ob sich der entstandene kurze Seitenast nach rückwärts oder vorwärts gekrümmt hat. Deutlich erkennbar bleibt dagegen stets eine kleine Aussparung im Zentrum der Pseudoschnallen (vgl. Abb. 110c). Neben diesen Pseudoschnallen weisen die vorwiegend intrazellular wachsenden Hyphen regelmäßig Pseudosepten auf (Abb. 109: helle Pfeile). Diese Septen dringen etwa bis zur Hälfte ins Hypheninnere vor und bewirken eine Aufwölbung der jeweils gegenüberliegenden Hyphenwand. In keinem Fall war eine von diesen Septen ausgehende Seitenhyphenbildung zweifelsfrei nachweisbar (vgl. Bsp. mit hellem Pfeil und Fragezeichen). Feinstrukturell erweisen sich die Pseudosepten in der Regel nicht als bloße Einfaltung der Hyphenseitenwand, wie in Abb. 110a dargestellt. Hier fehlt die die Ansatzstelle überziehende Hyphenwand (Abb. 110a: Pfeil). Es wird aber nicht ausgeschlossen, daß sich daraus ein Pseudoseptum entwickeln könnte. Im Gegensatz dazu ist bei den eindeutig als Pseudosepten anzusprechenden Strukturen an der besagten Stelle keine Unterbrechung der seitlichen Hyphenwand nachweisbar (Abb. 110b, c: Pfeile). Darüber hinaus haben die Pseudosepten annähernd den gleichen Durchmesser wie eine einfache Zellwand (Abb. 110b) oder sind eher dünner (Abb. 110c). Auf der distalen Seite sind sie ampullenförmig abgerundet (Abb. 110b, c). Deutlich sichtbar (Abb. 110b: N) wandert in einem Fall ein Kern gerade durch den Spalt zwischen Septum und aufgewölter Hyphenwand. Auch in den Pseudosepten werden eindeutig Poren ausgebildet (Abb. 110c: P); sie gleichen denen in ganz durchgezogenen Hyphenquerwänden völlig. Die Substruktur der im Lichtmikroskop allgemein als Pseudoschnallen erscheinenden Strukturen erweist sich ultrastrukturell oftmals als kompliziert (Abb. 110d). Verbindendes Moment bleibt aber stets die unterschiedlich große, zentrale Aussparung (Abb. 110d: großer, schwarzer Pfeil). Verwirrend ist hier allerdings die unterschiedliche Dicke der vermutlich zwei Septen. Die mit einem Doppelpfeil gekennzeichnete Zellwand stellt wahrscheinlich nur die Kontaktstelle von zwei Hyphenwänden dar. Dennoch bleibt unsicher, ob an der abgebildeten Pseudoschnalle ein oder zwei Hyphen beteiligt sind. Für die letztere Annahme spricht der Umstand, daß die Verdickung der Seiten- und Querwände sich nur in dem auf der Aufnahme

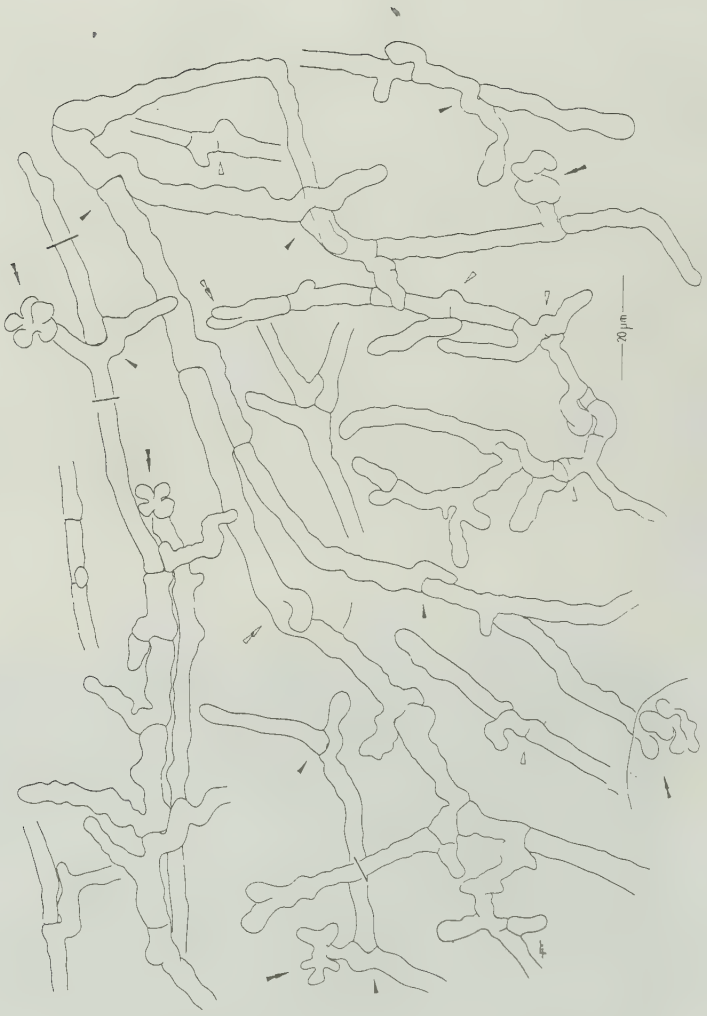


Abb. 109: Urocystis anemones - Mycel vor der Sporenbildung. Die Hyphen sind oftmals ungewöhnlich breit (über 5 µm!); bereits im Lichtmikroskop fallen die großen, traubenförmigen Haustorien auf (schwarze Doppelpfeile), des weiteren Pseudoschnallen (schwarze Pfeile) und Pseudosepten (helle Pfeile).

rechts liegenden Hyphenteil befinden. Die großen, traubenförmigen Haustorien von Ur. anemones sind bereits im Lichtmikroskop erkennbar (Abb. 109: schwarze Doppelpfeile). Eine Verengung der haustorialen Hyphen an der Durchtrittstelle ließ sich im Lichtmikroskop nicht erkennen. Die durchschnittliche Größe der Hyphen vor der Sporenbildung schwankt zwischen 2,5 und 5,5 µm.

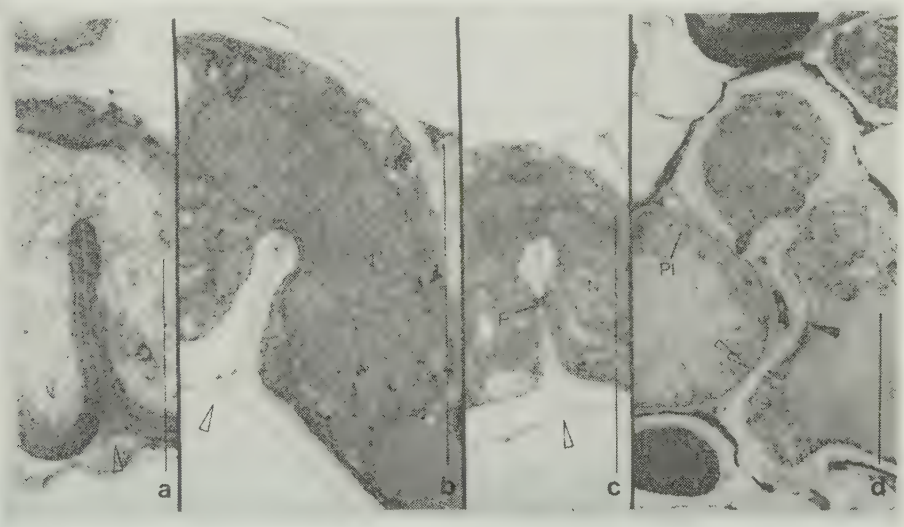


Abb. 110: Urocystis anemones - Ultrastruktur der Hyphen. Bloße Einfaltungen der lateralen Hyphenwände (a) sind von regulären Pseudosepten (b, c) zu unterscheiden; deren Ansatzstelle wird von der Hyphenseitenwand überzogen (b, c: Pfeile); wie die regulären Septen besitzen sie Poren (c); d: die Feinstruktur der Pseudoschnallen ist sehr unterschiedlich (Erklärung siehe Text).

Bildung der Sporenballen (Abb. 111)

In Hyphen, die zur Sporenbildung übergehen, ist vermehrt Reservematerial in Form großer oder kleiner Öltropfen nachweisbar (Abb. 111a). Der Hyphenverlauf ist sehr viel unregelmäßiger, da die Hyphen partiell anschwellen oder sich seitliche Aussackungen bilden (Abb. 111b, c). Dadurch entstehen kleine Hyphenknäuel, die in sich noch nicht unterteilt sind (Abb. 111d). Das Plasma der umgebenden Hyphen wird nach und nach in die jungen Sporenballenanlagen abgezogen, d.h. der Inhalt der asporogenen Hyphen degeneriert. Die in Abb. 111g, h,

i mit einem Pfeil gekennzeichneten Partien sind bereits hyalin. Sie lösen sich alsbald von der jungen Sporenanlage ab. Die Plasmamasse eines jungen Sporenballens wird schließlich durch Septen in mehrere Bereiche untergliedert (Abb. 111f, g, h, i). Der eigentlichen Septenbildung geht dabei oft ein deutlich sichtbares Auseinanderweichen des Plasmas voraus (Abb. 111e: Pfeile). Allmählich differenzieren sich Hauptsporen und Nebensporen heraus. Das Plasma der künftigen Hauptsporen erscheint körnig und zeichnet sich durch den Besitz vieler Ölkörper aus, während das der künftigen Nebensporen homogen und farblos aussieht (Abb. 111k, l). Mit zunehmender Sporenreife kommt die von Hauptsporen und Nebensporen gleichermaßen verdickte Zellwand mehr und mehr zum Vorschein. Das Plasma der Nebensporen vakuolisiert ziemlich rasch (Abb. 111m).
Kernfärbungen, die an fast reifen Sporenballen durchgeführt wurden, zeigten, daß auch die Nebensporen noch ziemlich lange kernhaltig sind (Abb. 112a, b, c: helle Pfeile). Die Hauptsporen enthalten in der Regel zwei Kerne (Abb. 112a, c: schwarze Pfeile).

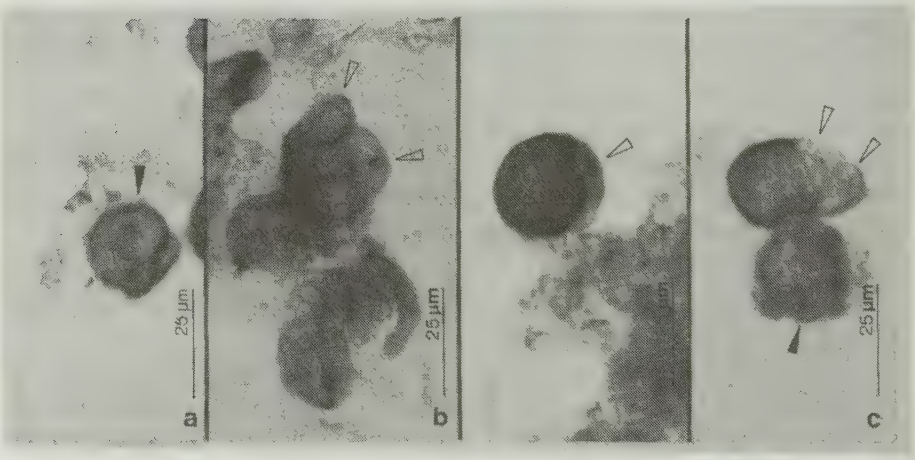


Abb. 112: Urocystis anemones - Kernfärbung fast reifer Sporenballen. Die Aufnahmen zeigen, daß auch die künftigen Nebensporen noch lange plasma- und kernhaltig sind (helle Pfeile); die dunklen Pfeile weisen auf dikaryotische Hauptsporen hin.

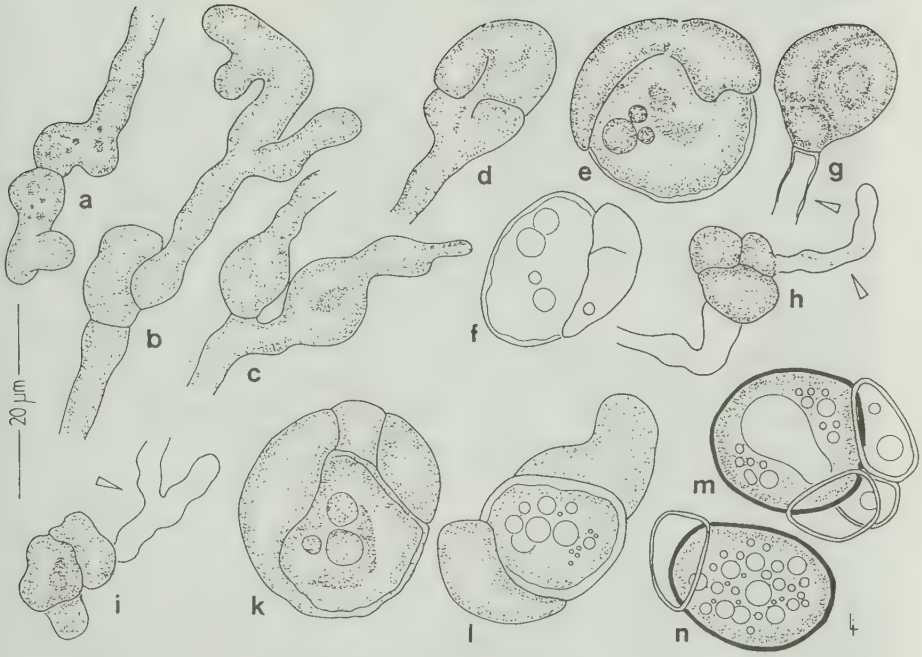


Abb. 111: Urocystis anemones - Stadien der Sporenbildung. Sporenbildende Hyphen schwellen unregelmäßig an (a, b), dies vor allem in den apikalen Bereichen (c, d); in den jungen Sporenballenanlagen wird die Plasmamasse durch Septen untergliedert (e, f) und die asporogenen Hyphen lösen sich von der jungen Sporenanlage ab (g, h); das Plasma der Hauptsporen enthält viel Reservematerial, dagegen erscheint das der künftigen Nebensporen homogen (k, l); m: Vakuolisierung des Nebensporeninhaltes und Pigmentierung der Hauptsporenwand.

Morphologie der Sporenballen (Abb. 113)

Die Sporenballen von Ur. anemones sind in der Regel aus 1 (selten 2) Hauptspore und 0 - 8 Nebensporen zusammengesetzt. Die Zellwand der Hauptsporen ist bis zu 1,5 µm dick, pigmentiert, aber ohne Ornamentierung. Die hyalinen Nebensporen sind sehr oft auf einen Pol der meist ovalen Hauptspore konzentriert und besitzen eine oftmals dünnere Zellwand (Abb. 113a, b). Im Durchschnitt

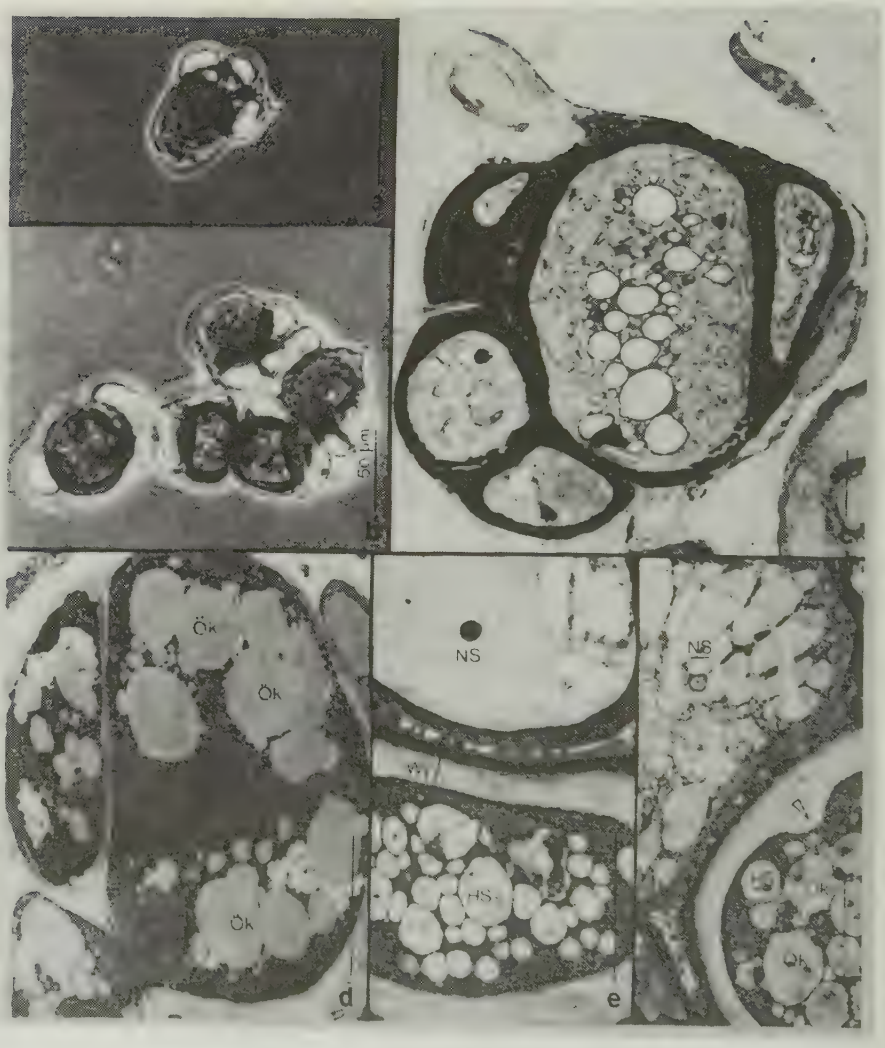
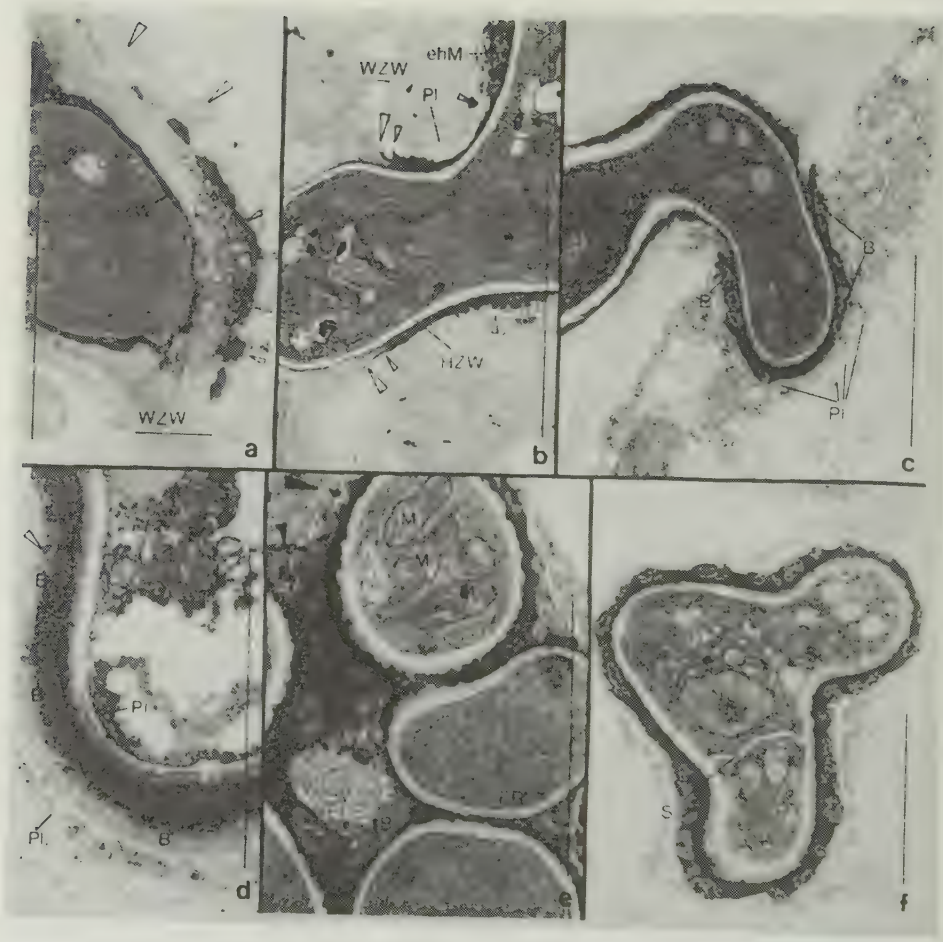


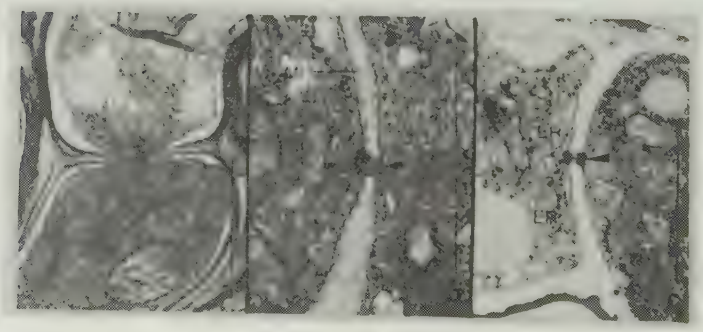
Abb. 113: Urocystis anemones - Morphologie der Sporenballen. a-b: diese bestehen meist aus einer Hauptspore und maximal acht Nebensporen; Nebensporen und Hauptsporen grenzen lückenlos aneinander; d: die Hauptsporen enthalten viel Reservematerial (Ök) und sind dikaryotisch (N); e: ihre Wand besteht aus einer inneren, hellen Lage (W1) und einer schmäleren, äußeren Schicht (W2); f: der cytoplasmatische Inhalt der Nebensporen zeigt im Gegensatz zu dem der Hauptspore bereits Desorganisationserscheinungen.

sind die Sporenballen 15 - 38 µm groß, dabei messen die Hauptsporen 10 - 16 x 10 - 22 µm. Länge und Breite der Nebensporen schwanken zwischen 5 - 10 x 8 - 17 µm. Ein Ultradünnschnitt durch einen reifen Sporenballen zeigt, daß die Nebensporen den Hauptsporen eng anliegen und an der der Hauptspore zugewandten Seite oft abgeflacht sind (Abb. 113c). Die reifen Hauptsporen enthalten zwei Kerne (Abb. 113d: N, vgl. Abb. 112b, d) und sehr viele Ölkörper. Ihre Zellwand ist deutlich aus zwei Schichten zusammengesetzt: auf eine innere elektronendurchlässige Schicht (Abb. 113e: W1) folgt eine schmale, dunkle Lage (Abb. 113e: W2). Im Gegensatz zur Zellwand der Hauptsporen besteht die der Nebensporen aus einer einzigen, sehr viel schmäleren und elektronendichten Lage. Abb. 113f zeigt zum einen eine Hauptspore, zum anderen eine Nebenspore, deren plasmatischer Inhalt bereits Desorganisationserscheinungen erkennen läßt. Vermutlich hängt damit auch die auffällige Anordnung der Ölkörper zusammen.

Haustorienbildung (Abb. 114)

Wie bereits aus Abb. 109 ersichtlich ist, gehen die Hyphen von Ur. anemones an vielen Stellen zur Haustorienbildung über. Ultrastrukturell dokumentiert sich der erste Kontakt zwischen Hyphen- und Wirtszellwand in einer von außen nach innen (Abb. 114a: Pfeilrichtung) zunehmenden Infiltrierung der Wirtszellwand mit einer dunklen Substanz, der Penetrationsmatrix. Sie tritt als eine zusammenhängende Schicht intrazellular wieder hervor (Abb. 114a: kleine Pfeile) und geht übergangslos in die zwischen Plasmalemma und Hyphenzellwand sich befindliche extrahaustoriale Matrix über (Abb. 114b: ehM). Diese dünnt in Richtung Wirtszellwand aus (Abb. 114b: große Pfeile); gegenläufig dazu wird die Zellwand des Wirtes schmäler (Abb. 114b: kleine Pfeile). Je nach Alter des Haustoriums werden im peripheren Bereich der extrahaustorialen Matrix Bläschen sichtbar (Abb. 114c, d: B). Sie haben in diesem Fall die gleiche Tönung wie die Matrix, fallen aber dadurch auf, daß sie stets von einem hellen Hof umgeben sind. Abb. 114d zeigt, daß die Wirtszelle bereits wieder eine ansehnlich dicke Zellwand ausgebildet hat (WZW). Das dazugehörige Plasmalemma ist stark aufgefaltet und an der bezeichneten Stelle blasenförmig ausgestülpt. Nur noch einen schmalen Belag um das Haustorium herum bildet das Cytoplasma der Wirtszelle (Abb. 114d: Cy). Die lappenartige Struktur des Haustoriums (vgl. Abb. 109) kommt in der folgenden Aufnahme sehr gut zum Ausdruck (Abb. 114e). Mehrere Loben sind angeschnitten. Die überall sichtbare extrahaustoriale Ma-


WZW
a
WZW
ehM
Pl
HZW
b
B
Pl
c
B
Pl
B
d
M
M
ER
e
S
f


ER
ER

trix weist sie als dem Haustorium zugehörig aus. Dieses besitzt sehr viele Mitochondrien (Abb. 114e: M) und parallel der Hyphenwand gelagertes endoplasmatisches Retikulum (Abb. 114d: ER). Normalerweise ist das haustoriale System unverzweigt. Hin und wieder lassen sich jedoch septierte Haustorien nachweisen (Abb. 114f).

Septenstruktur (Abb. 115)

Die Hyphen von Ur. anemones besitzen einen einfachen Porus. Die Querwände sind nur wenig (Abb. 115a) oder gar nicht verdickt (Abb. 115b, c). Der Poruskanal wird von zwei "Doppelmembranen" verschlossen (Abb. 115b, c: Pfeile), die diesseits und jenseits der hellen Mittellamelle am leicht abgerundeten Porusrand ansetzen. Endoplasmatisches Retikulum, das sich in der Nähe des Septums befindet (Abb. 115c: ER), steht in keinem nachweisbaren Zusammenhang mit der Struktur des Porus, insbesondere mit den dort vorhandenen "Doppelmembranen".

Abb. 114: Urocystis anemones - Haustorienbildung. a: in eine Wirtszelle eindringende Hyphen bilden bei Kontakt mit der Wirtszellwand die Penetrationsmatrix aus (kleine Pfeile); diese geht nahtlos in die extrahaustoriale Matrix über (b); die extrahaustoriale Matrix dünnt mit schwächer werdendem Kontakt von Hyphen- und Wirtszellwand aus (b: kleine und große Pfeile); c-e: die Matrix ist auf der der Hyphenzellwand zugewandten Seite mehr oder weniger einheitlich, aber von dieser nicht scharf abgegrenzt; peripher werden in starkem Umfang Bläschen gebildet; diese Bläschen treten entweder einzeln oder in größeren Verbänden auf (e: heller Pfeil); f: als Ausnahmen sind septierte Haustorien anzusehen.

Abb. 115: Urocystis anemones - Septenporus. Der zentrale Porus der mehr oder weniger gleich breiten Hyphenquerwände wird von zwei "Doppelmembranen" verschlossen; die "Membranen" setzen auf beiden Seiten der Mittellamelle an und stehen in keinem nachweisbaren Zusammenhang mit dem Plasmalemma oder dem endoplasmatischen Retikulum der Zelle (c).

Urocystis eranthidis (PASSERINI) AINSWORTH & SAMPSON
(auf Eranthis hyemalis (L.) SALISB.)

Eranthis hyemalis ist, wie der deutsche Name Winterling treffend zum Ausdruck bringt, ein zeitiger Blüher. Die seit dem 16. Jahrhundert bekannte und beliebte Gartenpflanze ist in Südeuropa verbreitet. Die natürlichen Habitate lassen sich nicht ganz leicht eingrenzen, doch kommt die Art vorzugsweise in der Umgebung von Schlössern, alten Burgen und Klöstern vor (HEGI III:473).

Abb. 116: Urocystis eranthidis - Befallsbild. Sporenlager an Stengeln (a) und auf den Blättern bzw. Blattabschnitten (b)

Der auf Eranthis hyemalis parasitierende Brandpilz, Ur. eranthidis, befällt die die Blüte tragenden Stengel ebenso wie die nach der Anthese erscheinenden grundständigen Laubblätter (Abb. 116a). Infizierte Stellen sind an kleinen Aufwölbungen, unter denen das Mycel weißlich durchschimmert, leicht erkennbar. Die jungen Sporenlager erstrecken sich vorwiegend in Längsrichtung. Auch wenn mehrere Lager nahe beieinander liegen, verschmelzen sie in ihren Randpartien kaum miteinander. Die reifenden Sporenballen dehnen nicht nur die Wirtsepidermis stark, sondern breiten sich auch nach innen in den zunehmend hohl

werdenden Stengel aus. Wird ein Stengel mit noch intaktem Zentralbereich quer geschnitten, zeigt sich, daß das Mycel vor allem im Schwamm- und Palisadenparenchym vorkommt; es reicht sogar bis an die Leitbündelscheiden heran. Die Interzellularräume sind sehr dicht mit Hyphen ausgefüllt und schon in Handschnitten fallen "bäumchenartige" Strukturen an den Hyphen auf, die intrazellular wachsenden Haustorien.

Mycel (Abb. 117)

Ur. eranthidis bildet ein reich verzweigtes Hyphensystem (Abb. 117). Ein einigermaßen gutes Bild von der natürlichen Lage der Hyphen, die den Zellen des Wirtes aufliegen, bekommt man, wenn man an einer infizierten Stelle die Epidermis als ein dünnes Häutchen abzieht. Dabei zeigt sich, daß die Hyphen oft in Strängen quer über die Wirtszellen hinwegziehen (Abb. 117: großer, heller Pfeil). Sie liegen dabei relativ dicht einander an. An den zugewandten Seiten bilden sich auffallend mehr seitliche Auswüchse als den abgewandten Hyphenwänden. Vereinzelt können sogar Anastomosen beobachtet werden (Abb. 117: Doppelpfeile). Die Bildung von Seitenhyphen geht sehr oft mit der Bildung Pseudoschnallen einher; diese sind in manchen Fällen von echten Schnallen nicht zu unterscheiden (Abb. 117: schwarze Pfeile). Die dem Schnallenbogen vergleichbare Biegung wächst in den meisten Fällen aus. Im Zentrum des (der) bei diesen Pseudoschnallen gebildeten Septums (Septen) ist stets eine deutliche Aussparung zu sehen (Abb. 118a, b, c, d). Sie kann sehr auffallend oder auf eine bloße Aufhellung der Zellwand reduziert sein. Ob die helle Mittellamelle der Septen dort, wo sich die Aussparung befindet, durchgehend ist oder nicht, läßt sich auch in ultrastrukturellen Aufnahmen nicht immer eindeutig beurteilen. Die Aufnahmen a und b der Abb. 118 stammen von der gleiche Hyphe. In einem Fall - Abb. 118a - ist die Mittellamelle nicht durchgehend (Pfeile), vielmehr stoßen zwei eigenständige Mittellamellen fast senkrecht aufeinander. Andererseits läßt Aufn. b eine durchgehende Mitellamelle vermuten. An zwei weiteren Beispielen (Abb. 118c, d) scheint die zentrale Aussparung der Pseudoschnalle nur durch Auseinanderweichen zweier sonst zusammengehörender Septenschichten zustandezukommen. Im Bereich des Pseudoschnallenbogens befinden sich viele Mitochondrien sowie endoplasmatisches Retikulum (Abb. 118a, b: M, ER). Das endoplasmatische Retikulum erstreckt sich entlang der Hyphenwand. In einer anderen Aufnahme (Abb. 118: MK) ist ein relativ großer multivesikulärer Körper

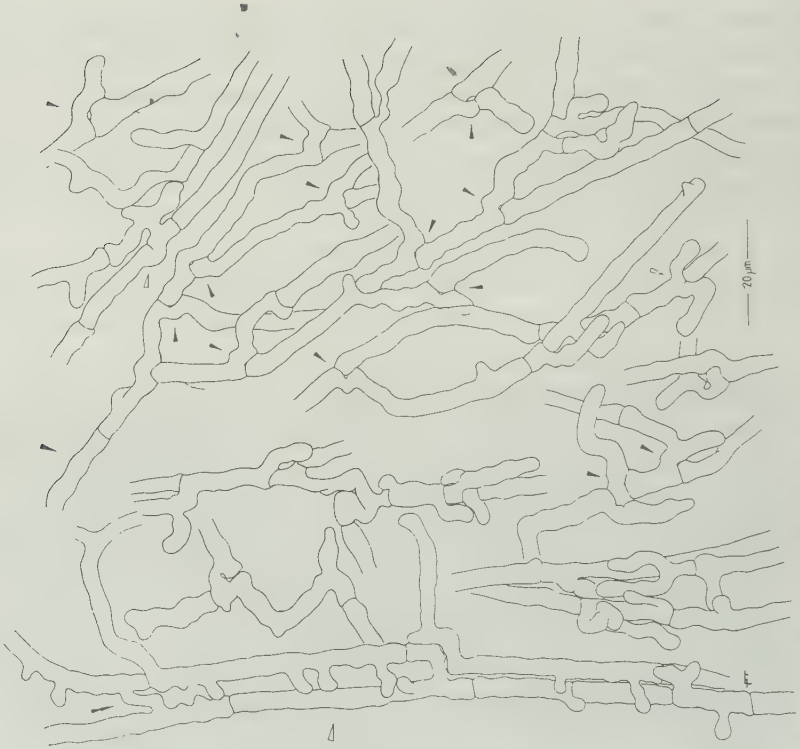


Abb. 117: Urocystis eranthidis - Mycel vor der Sporenbildung. Die Hyphen ziehen sich oftmals in Strängen über die Zellen hinweg (großer, heller Pfeil); zwischen den beieinander liegenden Hyphen bilden sich viele Seitenhyphen sowie Anastomosen (Doppelpfeil); an den reich verzweigten Hyphen sind Pseudoschnallen (schwarze Pfeile) und Pseudosepten (helle Pfeile) erkennbar.

zu sehen; viele kleinere Vesikel werden dabei von einer Membran umhüllt. Das Mycel von Ur. eranthidis besitzt neben echten Septen auch sogenannte Pseudosepten. Es handelt sich hierbei um Septen, die nur halb ins Hypheninnere vorspringen und eine Aufwölbung der gegenüberliegenden Zellwand zur Folge haben (Abb. 117: helle Pfeile). Feinstrukturell erweisen sich die Pseudosepten in diesem Falle als Einstülpungen der Hyphenwand, zumindest was frühe Stadien betrifft (Abb. 118e). Möglicherweise etablieren sich diese später zu

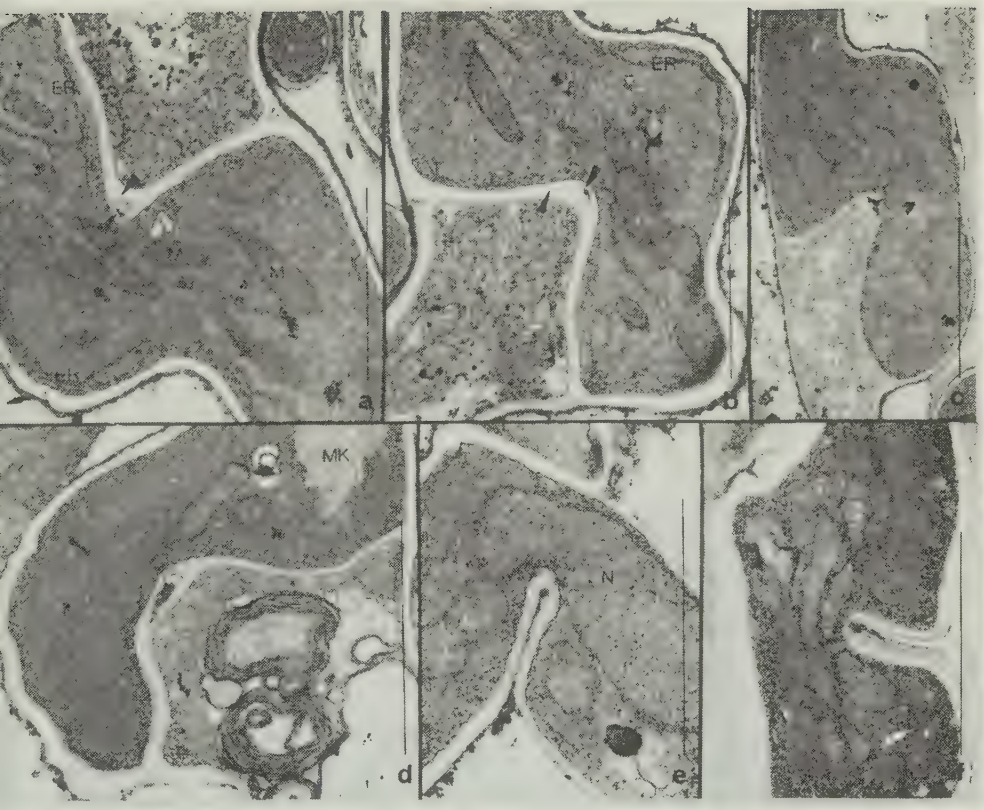


Abb. 118: Urocystis eranthidis - Ultrastruktur der Hyphen. a-d: die Struktur der Pseudoschnallen ist sehr variabel; die Mittellamellen ihrer Septen stoßen gelegentlich aufeinander (a), sind jedoch in den meisten Fällen durch die sich im Zentrum der Pseudoschnalle befindliche Aussparung getrennt; diese scheint manchmal lediglich durch Auseinanderweichen der die Mittellamelle flankierenden Schichten zustandezukommen (b); e, f: Pseudosepten, denen eine die Ansatzstelle überziehende Wandschicht fehlt.

eindeutigen Pseudosepten (Abb. 118f). Deutlich sichtbar wird in einem Fall ein Kern über ein solches Septum geschleust.

Die Hyphen dieses Brandpilzes sind dikaryotisch. Kerngefärbtes, unter natürlichen Bedingungen gewachsenes Mycel dokumentiert dies bestens (Abb. 119, Abb. 120). In den Aufnahmen a bis d der Abb. 120 sind überall Dikaryen nachzuweisen. Ebenfalls zu sehen sind dort (siehe Pfeile) die bereits erwähnten Pseudoschnallen. Es ist auffallend, daß sich in deren Nähe oft ein Kernpaar befin-

det (Abb. 119: Pfeile). Wandernde Kerne sind an ihrer langgezogenen Form zu erkennen. Was sich im Lichtmikroskop als Pseudoschnalle erweist, wird auf unterschiedliche Weise gebildet: einmal tatsächlich dadurch, daß die entsprechenden Hyphen an der betreffenden Stelle in einem Winkel von 90 Grad abzweigt; in einem anderen Fall wird ebenfalls eine Verzweigung gebildet, aber nicht die Haupthyphe biegt ab (Abb. 120: großer schwarzer Pfeil). Möglicherweise handelt es sich bei den mit einem hellen Pfeil bezeichneten Stellen um Pseudoschnallen in statu nascendi; vielleicht entstehen daraus aber auch einfach Seitenhypen. Dieser Punkt erschwert eindeutige Aussagen über die Art und Weise der Entstehung von Pseudoschnallen.

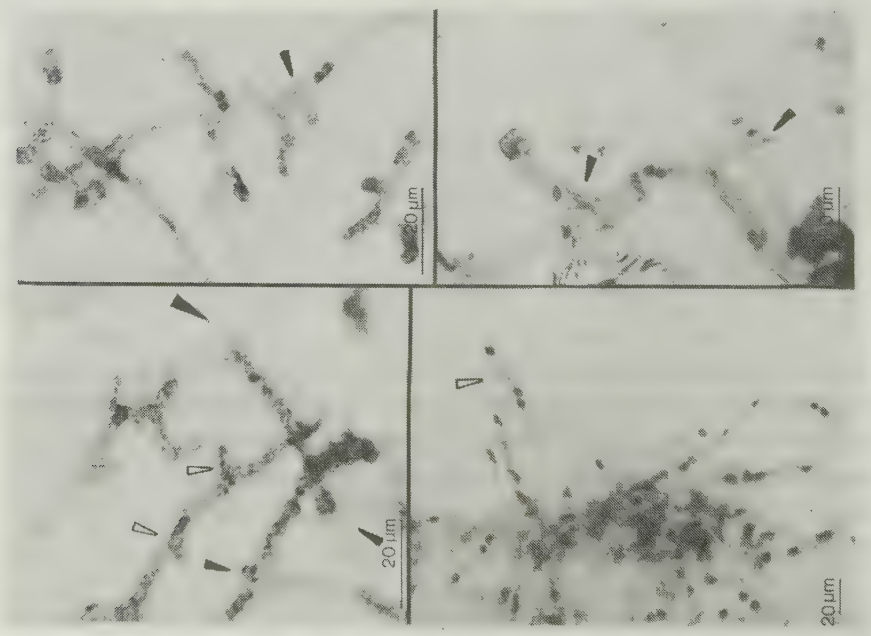


Abb. 120: Urocystis eranthidis - Lichtmikroskopische Aufnahmen kerngefärbter Hyphen; diese sind dikaryotisch; mit einem hellen Pfeil sind die Stellen gekennzeichnet, an denen sich vielleicht Pseudoschnallen entwickeln; dunkle Pfeile kennzeichnen Pseudoschnallen, wobei der große, dunkle Pfeil auf eine Pseudoschnalle hinweist, die nicht durch Abbiegen der Haupthyphe entstanden ist.

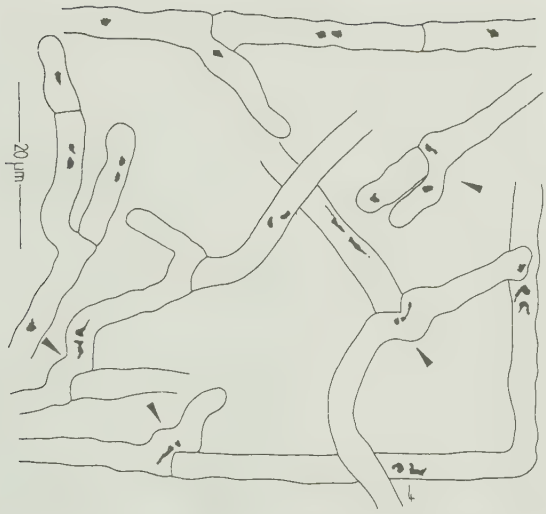


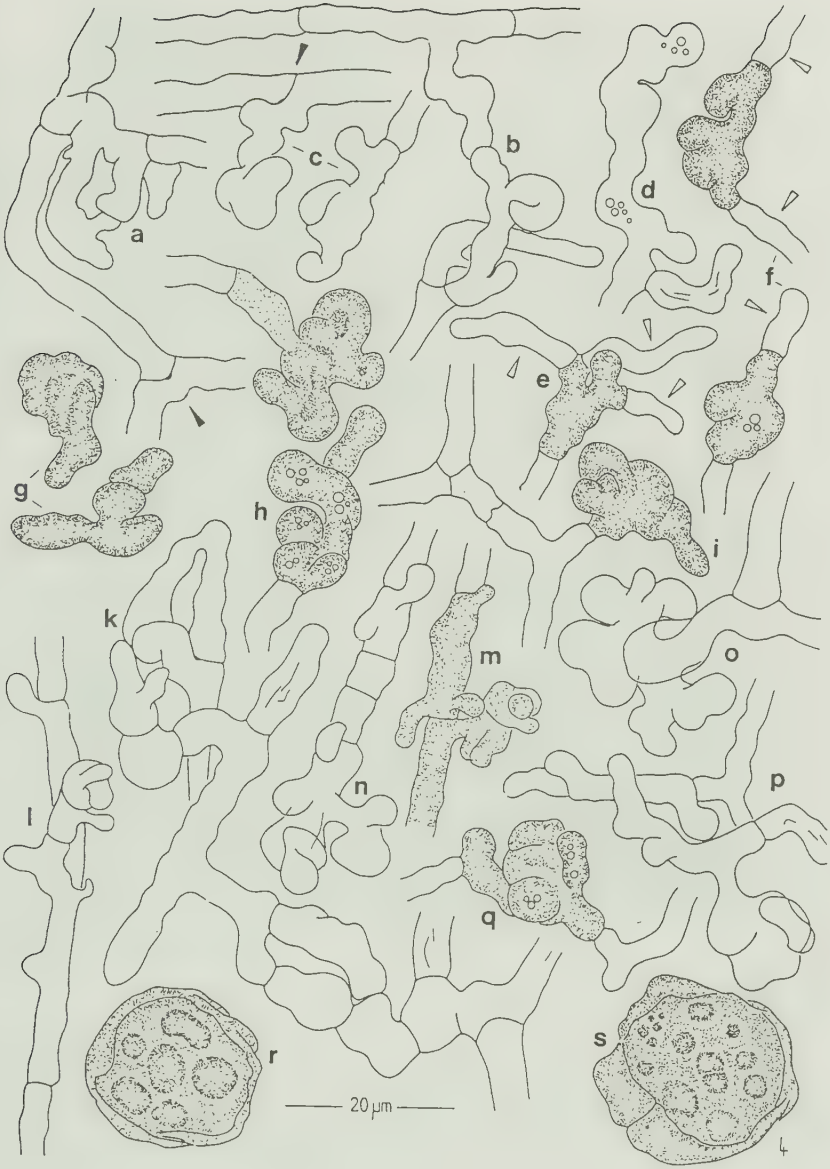
Abb. 119: Urocystis eranthidis - Kernfärbung an natürlich gewachsenem Mycel. Mit einem Pfeil gekennzeichnet sind diejenigen Pseudoschnallen, in deren Nähe sich wandernde Kerne befinden.

Sporenbildung (Abb. 121)

Mit einsetzender Sporenbildung verliert sich der regelmäßige Verlauf der Hyphen (vgl. Abb. 117). Vermehrte und ungleichmäßige Seitenhyphenbildung (Abb. 121a) sowie das Anschwellen einzelner Hyphenpartien und Rückkrümmen von Hyphenästen kennzeichnen die Initialphase (Abb. 121b). Sehr oft sind es die apikalen Hyphenbereiche, die über einen kürzeren (Abb. 121c) oder längeren Teil hinweg unregelmäßig verdickt sind (Abb. 121d). Die Verdickung und Aussackung von Hyphenpartien setzt auch in den interkalaren Bereichen ein (Abb. 121e, f). Nach und nach geht dabei die ursprüngliche Form der Hyphen verloren; in gleichen Maße wird das Plasma aus denjenigen Hyphen abgezogen, die offensichtlich nicht mit in die junge Sporenballenanlage einbezogen werden. Die in den Fig. e und f mit einem Pfeil gekennzeichneten Hyphen sind hyalin. Diese plasmaleeren Hyphenstücke lösen sich ab. So entstehen junge unförmige, plasmadichte Strukturen, die keinen Zusammenhang mehr mit dem Mycel erkennen lassen (Abb. 121g). Wenn sich die asporogenen Hyphen nicht früh ablösen (Abb. 121h,

i), läßt sich oft noch eindeutig erkennen, daß die Sporenballeninitiale nur von einer Hyphe ausgehend gebildet wird und nicht von mehreren, wie es bei Fig. q oder auch b vermutet werden könnte. Die Hyphen sind oftmals über weitere Strecken angeschwollen, wobei die einzelnen Partien deutlich voneinander getrennt sind (Abb. 121k). Auch in diesem Fall wird in fortgeschrittenen Sporenbildungsstadien eine klare Aussage über den Bildungsmodus eines einzelnen Sporenballens erschwert. Die jungen, sehr unregelmäßig geformten Sporenballenanlagen vergrößern sich dadurch, daß sie seitliche, stets kurz bleibende Auswüchse bilden. Dieser Vorgang kann bei sehr kleinen, jungen Stadien einsetzen (Abb. 121l, m) oder erst später (Abb. 121n, o). Die Abrundung, die zusätzliche Vergrößerung des jungen Sporenballens und die Herausdifferenzierung von Hauptsporen und Nebensporen setzen zu unterschiedlichen Zeitpunkten ein. Oftmals läßt sich aber darüber erst in den allerletzten Phasen der Sporogenese eine Aussage treffen; man vergleiche etwa Stadien , die unter Abb. 121p und q abgebildet sind, mit solchen, die stellvertretend durch Fig. r und s dargestellt sind. Das Plasma ist im zentralen Bereich der jungen Sporenballen sehr dicht konzentriert und weist viele Ölkörper auf; in der Peripherie sind teils noch hyphale Strukturen zu sehen, außerdem aufgeblasene plasmatische und hyaline Partien. Färbungen an jungen Sporenballen zeigen, daß die Bildung der Nebensporen erstens gleichmäßig schnell stattfindet und diese zweitens lange noch vor ihrer endgültigen Differenzierung plasma- und kernhaltig sind.

Abb. 121: Urocystis eranthidis - Sporenbildung. a, b: der gleichmäßige Verlauf der Hyphen verliert sich mit einsetzender Sporenbildung; c-e: apikale und interkalare Hyphenabschnitte schwellen unregelmäßig an; die nicht in die Sporenbildung mit einbezogenen, asporogenen Hyphen verlieren ihren plasmatischen Inhalt (f: Pfeile) und lösen sich von der Sporenballeninitiale ab (g); h-o: weiter fortschreitendes Anschwellen apikaler und interkalarer Hyphenzellen sowie die Bidlung zahlreicher Seitenhyphen, deren Eigenständigkeit sich nach und nach verliert (p, q), führt zu ersten erkennbaren, jungen Sporenballen (r, s), die erst in den späten Stadien der Sporogenese eine Differenzierung in Hauptsporen und Nebensporen erkennen lassen.


a
b
c
d
e
f
g
h
i
k
l
m
n
o
p
q
r
s
20 µm

Morphologie der Sporenballen (Abb. 122)

Die Sporenballen von Ur. eranthidis sind in der Regel aus 1 - 2 (seltener 3) Hauptsporen und zahlreichen Nebensporen zusammengesetzt. Die hyalinen Nebensporen bilden eine kontinuierliche bis unterbrochene Schicht um die dunklen Hauptsporen (Abb. 122a, b). Die Nebensporenhülle läßt sich am besten darstellen, wenn man denselben Sporenballen in verschiedenen Fokusebenen aufnimmt (Abb. 122a: unterer Bildteil). Die Hauptsporen sind durchschnittlich 17,5 x 18,5 µm groß, wobei Länge und Breite jeweils zwischen 15,5 und 21,0 µm schwanken können. Beträchtlich kleiner sind die Nebensporen mit 5,0 bis 14,0 x 5,5 bis 14,0 µm; der Schnitt beträgt hier 8,0 x 9,5 µm. Die Sporenballen können mit 30,0 x 29,5 µm im Mittel fast Kugelform annehmen. Die Schwankungsbreite der Maße zwischen 19 - 40,5 x 24 - 35,0 µm hat jedoch eine große Formenvariabilität zur Folge. Die plasmatischen, äußerst dicht mit Reservematerial vollgepackten Hauptsporen unterscheiden sich von den normalerweise hyalinen - hier aber noch nicht vakuolisierten - Nebensporen durch die Zellwand (Abb. 122c). Deren Aufbau ist bei den Hauptsporen zweischichtig (Abb. 122c: HS). Auf eine innere, mehr oder weniger gleichmäßig breite Schicht (Abb. 122c: W1) folgt eine dunklere Lage (Abb. 122c: W2), die offensichtlich unterschiedlich dick sein kann. Auf diese Schicht kann dort, wo die Hauptsporen nicht an eine andere Spore angrenzen, noch Zellwandmaterial aufgelagert werden. Folgerichtig ist von dieser als W2a bezeichneten Schicht (Abb. 122c, d, f: W2a) dort nichts zu sehen, wo Hauptsporen an Hauptsporen grenzen (Abb. 122e) oder Hauptsporen an Nebensporen (Abb. 122d). Die innerste Partie der W1-Schicht ist oft sehr hell gefärbt; auffallend in dieser Schicht sind zudem unregelmäßig verteilte osmiophile Bereiche (Abb. 122d, e: kleine Pfeile). Die Zellwand der Nebensporen ist lamellär geschichtet (Abb. 122c, d, e). Bei Sporenballen in statu nascendi sind oftmals neben Hauptsporen und Nebensporen noch Hyphenstücke erkennbar, die nicht mit in die Bildung des Sporenballens einbezogen werden (Abb. 122d: großer Pfeil).

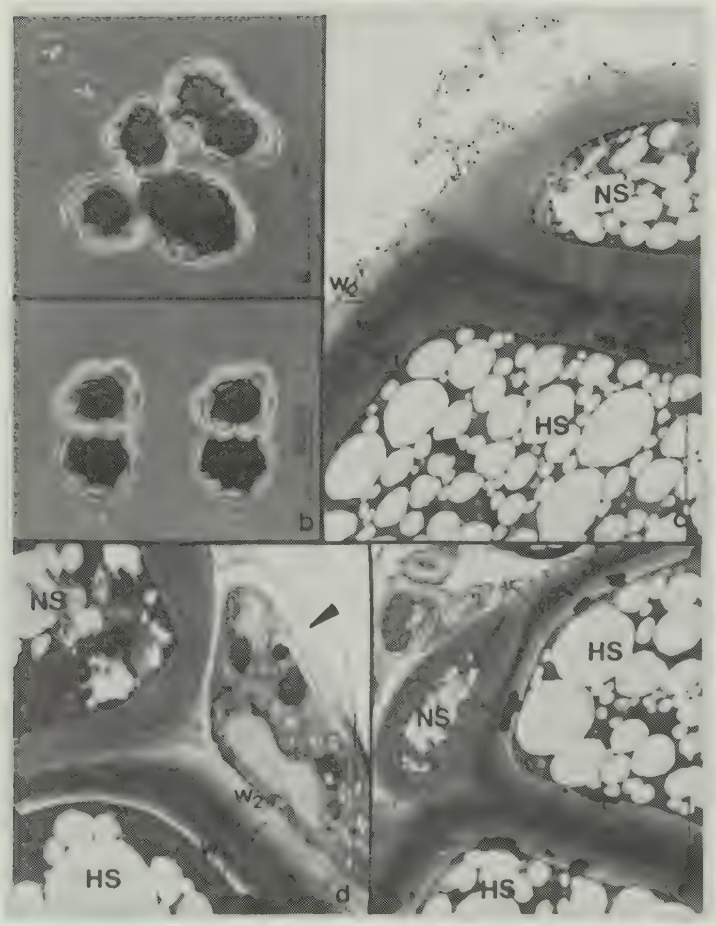


Abb. 122: Urocystis eranthidis - Morphologie der Sporenballen. Die Hülle der Nebensporen um die Hauptsporen ist kontinuierlich bis unterbrochen (a, b); die Zellwand der Hauptsporen ist zweischichtig (c, d: W1, W2); die äußere der beiden Lagen (c: W2) ist dort dünner, wo sie an eine Nebensporen oder Hauptspore grenzt (c-e) und dicker, wo sie an freien Raum stößt; letzteres ist dahingehend einzuschranken, als auch dann der äußeren Hauptsporenwand noch eine zusätzliche Schicht aufgelagert ist (W2a).

Haustorienbildung (Abb. 123)

Die Hyphen von Ur. eranthidis dringen in ein und dieselbe Wirtszelle oft an bis zu fünf verschiedenen Stellen ein. Sie sondern im Kontakt mit der Wirtszellwand eine Substanz ab, die sogenannte Penetrationsmatrix, die die Wirtszellwand infiltriert (Abb. 123a: WZW) und auf der intrazellularen Seite wieder hervortritt. Die Barriere des Plasmalemmas (Abb. 123a: Pl) kann dabei in einer intakten Zelle zu keinem Zeitpunkt überwunden werden; die Membran ist an einigen Stellen lediglich ausgestülpt (Abb. 123a: Pfeile). Die Penetrationsmatrix manifestiert sich zwischen Hyphenzellwand einerseits (Abb. 123b: HZW) und Plasmalemma der Wirtszelle andererseits (Abb. 123b: Pl) bald als extrahaustoriale Matrix (Abb. 123b, c: ehM). Dort, wo Hyphen- und Wirtszellwand auseinanderweichen, ist sie zunehmend schwächer ausgeprägt (Abb. 123b, c: Pfeile). Der Wiederaufbau einer Zellwand von seiten des Wirtes um das Haustorium herum kann mehr oder minder stark einsetzen. Sehr deutlich ausgeprägt ist dies in Aufnahme d, während sie in den übrigen Fällen kaum zu sehen ist. Die extrahaustoriale Matrix setzt sich vor allem im Plasmalemma-nahen Bereich aus vielen Bläschen zusammen (Abb. 123e: B), die die gleiche Konsistenz wie die Matrix haben, von ihr aber durch eine helle Umrandung abgehoben sind. Offensichtlich können diese Bläschen in Aufwölbungen des Plasmalemmas eingeschleust werden (Abb. 123e, f: Pfeile). Deutlich ist dies in der folgenden Aufnahme zu erkennen (Abb. 123f). Eine derartige Ausstülpung des Plasmalemmas läßt sich in vielen Fällen nachweisen (Abb. 123f: helle Pfeile). Besonders auffallend ist hier die sehr unterschiedliche Dicke der Bläschenschicht innerhalb der extrahaustorialen Matrix. An manchen Stellen scheinen geradezu Bläschenkomplexe gebildet zu werden (Abb. 123f: dunkle Pfeile). Über das lappenartig verzweigte Haustorium verteilt sind sehr viele Mitochondrien und endoplasmatisches Retikulum zu finden, weniger häufig dagegen Reservematerial in Form von Ölkörpern (Abb. 123a - f: M, ER, Ök).

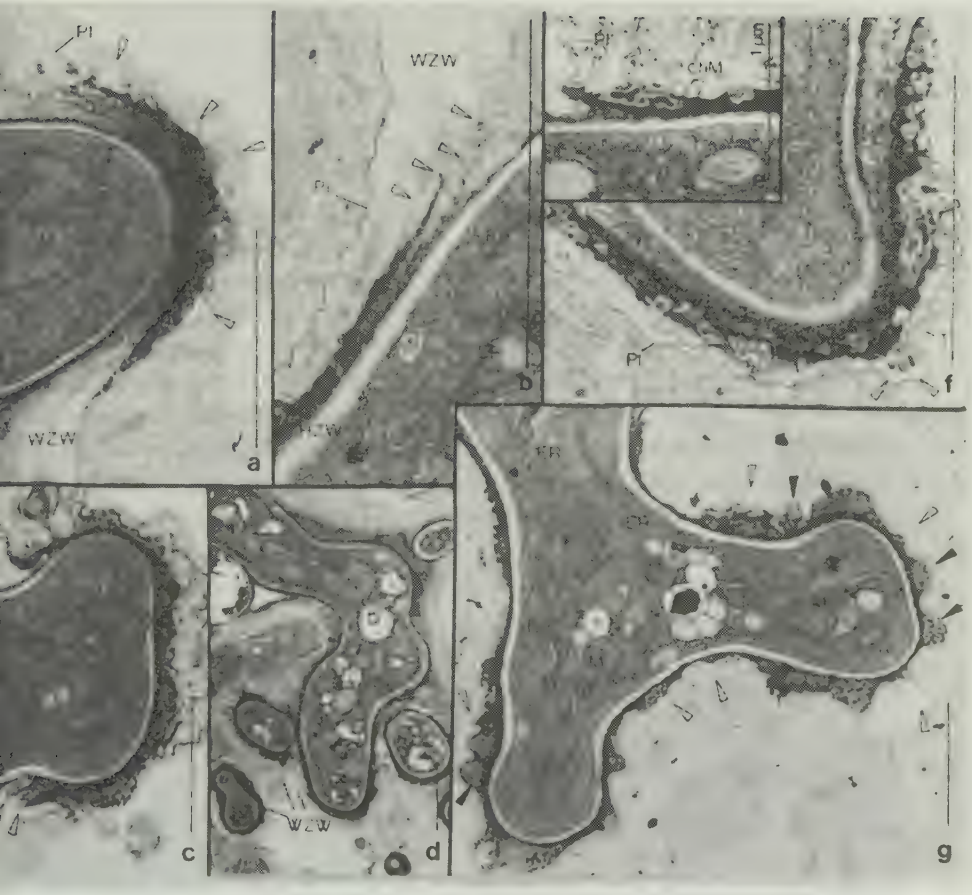


Abb. 123: Urocystis eranthidis - Haustorienbildung. a: Bildung einer Penetrationsmtrix beim ersten Kontakt von Hyphe und Wirtszellwand; diese geht nahtlos in die sich bildende extrahaustoriale Matrix über (b); die extrahaustoriale Matrix läuft bei schwächer werdendem Kontakt in der Wirtszellwand aus (b: Pfeile); das Haustorium ist mal nur vom Wirtsplasmalemma (c, e-g), mal von einer ansehnlich dicken Wirtszellwand umgeben (d); die extrahaustoriale Matrix als Schicht zwischen Hyphenzellwand und Plasmalemma/Wirtszellwand zeigt peripher eine ausgeprägte Bildung von Bläschen (c-g); diese Bläschen gruppieren sich stellenweise zu größeren Komplexen zusammen (g) und werden offensichtlich in Einstülpungen des Plasmalemmas eingeschleust (e, f: Pfeil).

Septentyp (Abb. 124)

Die Hyphenquerwände von Ur. eranthidis sind von einem einfachen Porus durchbrochen. Das Septum entspricht dem generellen Aufbau mit einer Mittellamelle (Abb. 124a, f: Ml) und zwei flankierende Schichten, die in die seitliche Hyphenwand übergehen. Das Septum ist meistens gleichmäßig dick (Abb. 124b - f); in einer weniger gut fixierten Zelle hat es eine keilförmige Struktur. Der Porusrand kann gerade verlaufen (Abb. 124d, e) oder mehr oder weniger spitz in den Poruskanal vorstoßen (Abb. 124a, b, c, f). Dieser ist von "Membranen" verschlossen, die beidseits der Mittellamelle ansetzen. Teils handelt es sich dabei um "Doppelmembranen" (Abb. 124a, b), teils scheint nur eine der "Membranen" doppelt zu sein (Abb. 124d, f); in anderen Fällen sind nur einfache "Membranen" erkennbar (Ab. 124e), ganz im Gegensatz zum Porus, der in Aufn. c dargestellt ist: der Poruskanal scheint hier vollkommen frei zu sein. Der Bereich um den Porus weist keine Besonderheiten auf.

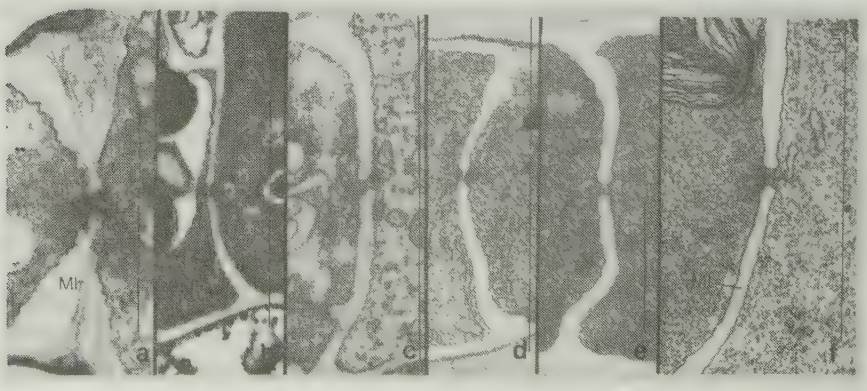


Abb. 124: Urocystis eranthidis - Septenporus. Die Hyphenquerwände sind außer in wenig gut fixierten Zellen (a) nahezu gleichmäßig breit; ihr Rand spitzt sich gegen den Poruskanal hin leicht zu (a, c, f); der Poruskanal wird von "Doppelmembranen" verschlossen (a, b), die ungleichmäßig gut fixiert sind d-f).

Urocystis ficariae (LIRO) MOESZ
(auf Ranunculus ficaria L.)

Als Frühjahrsblüher entwickelt das Scharbockskraut, Ranunculus ficaria, vor allem in den Monaten März bis Mai seine Blüten. Die Art ist in Europa und im Orient verbreitet und gilt wegen des Vorkommens von Protoanemonin in den Blättern, im Wurzelstock und in den Bulbillen als giftig.
An den glänzenden und glatten Laubblättern fallen auch junge Infektionsstellen, durch Ur. ficariae verursacht, relativ leicht auf. Dort, wo sich Mycel ausgebreitet hat, ist zunächst eine kleine Eindellung und später eine Aufwölbung der Blattoberfläche sichtbar (Abb. 125a). Die Aufwölbung der Wirtsepidermis durch die heranreifenden Sporenballen wird schließlich so stark, daß die untere Fläche des Blattes in gleichem Maße eingedellt wird. Die extrem gedehnte Wirtsepidermis überzieht die Sporenlager wie ein silbriges, grobmaschiges Netz, durch das die dunklen Sporenballen durchscheinen (Abb. 125b). Querschnitte durch Laubblätter mit jungen Befallsstadien des Brandpilzes zeigen, daß sich die Hyphen primär im Schwamm- und Palisadenparechym ausbreiten.

Abb. 125: Urocystis ficariae - Befallsbild. Die Brandsporenlager werden vor allem auf den Blättern gebildet.

Mycel (Abb. 126, Abb. 127)

Bereits im zeitigen Frühjahr entwickelt sich das Mycel von Ur. ficariae (Abb. 126). In dem auch vor der Sporenbildung dichten Hyphengeflecht fallen schnallenähnliche Gebilde auf (Abb. 126: dunkle Pfeile). Eine Aussparung im Zentrum dieser Pseudoschnallen täuscht das Vorhandensein eines Schnallenloches und damit die Ähnlichkeit mit einer echten Schnalle noch mehr vor. Die dem Schnallenbogen vergleichbare Biegung wird manchmal nur von der Haupthyphe erzeugt (vgl. in Abb. 126: schw. Pfeil 1 mit schw. Pfeil 2). Pseudosepten, also die nur die Hälfte des Hyphendurchmessers erreichenden Querwände, kommen regelmäßig an den Hyphen vor (Abb. 126: helle Pfeile). Manchmal täuscht die lichtmikroskopische Betrachtungvor, daß es sich hierbei um eingefaltete Hyphenwände handeln könnte (Abb. 126: helle Pfeile mit einer 1). Im apikalen Bereich der Pseudosepten weichen die Zellwände auseinander, so daß eine kleine Öffnung entsteht. In anderen Fällen unterscheiden sich diese Pseudosepten in nichts - außer eben der Länge - von den regulären Hyphenquerwänden, die nicht im Zusammenhang mit der Bildung von Verzweigungen stehen. Anastomosenbildung zwischen den Hyphen scheint nicht allzu selten zu sein (Abb. 126: Doppelpfeile). Es kommt sogar vor, daß eine Hyphe mit zwei verschiedenen Hyphen anastomisiert. Die Pseudosepten besitzen, wie aus Abb. 127a hervorgeht, annähernd die Dicke einer Hyphenzellwand. Mit einer hellen Mittellamelle (Abb. 127a: M1) und den beidseits angrenzenden elektronendichteren Schichten gleichen sie in ihrem Aufbau normalen Septen. Distal sind die Pseudosepten kuppenförmig abgerundet, ihrem Verlauf folgt dicht das Plasmalemma (Abb. 127a: P1). Da nicht immer Serienschnitte hergestellt wurden, kann über das regelmäßige Vorkommen von Poren in diesen Septen keine Aussage gemacht werden. Doch kommen sie auch dort vor (Abb. 127b). Durch Pseudosepten werden Hyphen maximal bis zu 2/3 ihre Durchmessers verschlossen. Der offen bleibende Bereich kann anscheinend nachträglich geschlossen werden, indem von der dem Pseudoseptenende gegenüberliegenden Seite aus noch ein Stück Querwand gebildet wird (Abb. 127c: Pfeil, Abb. 127d). Es ist zu vermuten, daß auf diese Weise derart ungleichmäßige Septen entstehen, wie es z. B. in Abb. 127d dargestellt ist. Ohne Frage handelt es sich hier um zwei voneinander unabhängige Septen, da erstens noch die für Pseudosepten typische, ampullenförmige Abrundung am ehemals distalen Ende sichtbar ist (Abb. 127d: großer Pfeil) und zweitens die Mittellamelle unterbrochen ist (Abb. 127d: kleine Pfeile). Ungefähr gleich gestaltet dagegen sind die unter Abb. 127e abgebildeten Septen, obwohl auch sie sicher unabhäng-

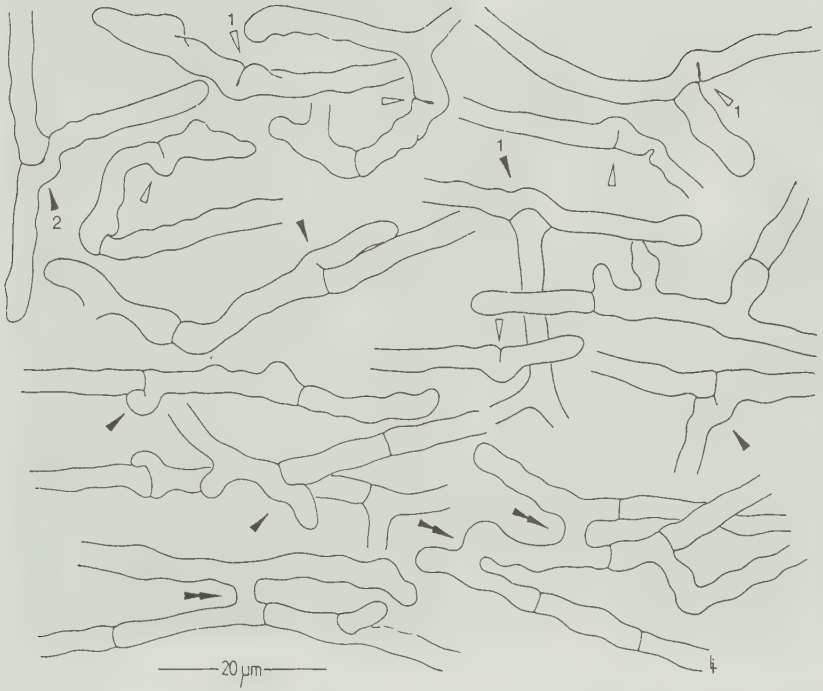


Abb. 126: Urocystis ficariae - Mycel vor der Sporenbildung. Die Hyphen besitzen Pseudoschnallen (dunkle Pfeile) und Pseudosepten (helle Pfeile); gelegentlich sind bis zu drei Hyphen durch Anastomosen (Doppelpfeile) verbunden.

ig voneinander gebildet worden sind. Die Mittellamellen der beiden Querwände stoßen nicht zusammen (Ab. 127e: Pfeile).

Sporenbildung (Abb. 128)

In den sporenbildenden Hyphen sammelt sich sehr viel Reservematerial in Form von kleineren und größeren Öltröpfchen an (Abb. 128a, b). Darüber hinaus signalisieren angeschwollene Hyphenpartien den Beginn der Sporen- bzw. Sporenballenbildung. Die Anschewllung erfolgt gleichermaßen in apikalen wie in

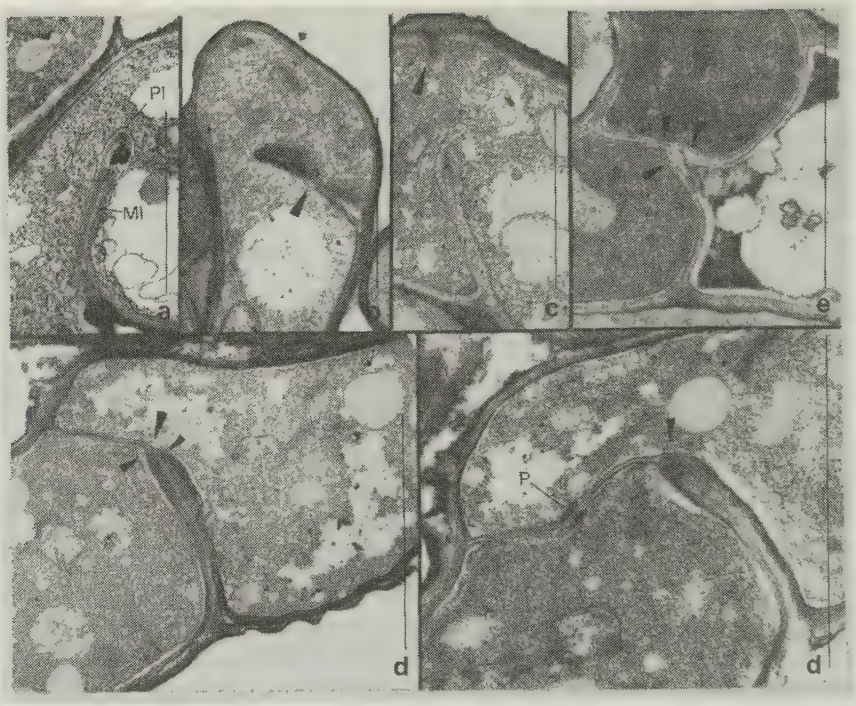


Abb. 127: Urocystis ficariae - Ultrastruktur der Hyphen mit Pseudosepten, die nachträglich verschlossen werden können (a-c, d); bei Pseudosepten handelt es sich um Septen, die regulär in der lateralen Hyphenwand verankert sind und wie die echten Septen Poren besitzen können (b); die Pseudosepten können nachträglich ganz geschlossen werden (c: Pfeil, d); auch die später eingezogenen Septen können einen Porus besitzen (d); e: Pseudoschnalle; die Mittellamellen der drei Septen stoßen in der Mitte nicht zusammen.

interkalaren Bereichen (Abb. 128e, f, g). Aus den Hyphenpartien, die nicht mit in die Sporenbildung einbezogen werden, wird das Plasma bald abgezogen (Abb. 128g, h: Pfeile). Mit der Anschwellung der Hyphen geht auch die Bildung von seitlichen Auswüchsen einher (Abb. 128i), die meist nur kurz bleiben. Im weiteren Verlauf der Sporogenese setzt sich die Vergrößerung der Spornballeninitiale fort (Abb. 1281, m). In den bereits recht großen Knäueln sind oftmals beträchtlich große Ölkörper erkennbar. Die nun stattfindende Untergliederung ist zunächst nur plasmatischer Natur; einzelne Plasmabereiche setzen sich in der Masse ab (Abb. 128n, o). Die später eingezogenen Septen

dürften diesen Grenzen folgen. Das konnte aber nicht eindeutig nachvollzogen werden. Die asporogenen Hyphen setzen sich immer deutlicher vom eigentlichen Sporenballen ab. Die endgültige Abgliederung der einzelnen Nebensporen voneinander erfolgt relativ spät, gemessen am Grad der Sporenreife. Teils getrennt, teils noch miteinander verbunden (Abb. 128p), lassen sie oft noch lange hyphalen Charakter erkennen. Eine fast reife Spore ist in Abb. 128q dargestellt. Die Sporenwände sind hier bereits verdickt. Um die zentrale Hauptspore gruppieren sich die künftigen Nebensporen. Sie lassen allerdings von ihrem endgültigen hyalinen Charakter noch nichts erkennen.

Morphologie der Sporenballen (Abb. 129)

Die Sporenballen von Ur. ficariae sind in der Regel aus 1 - 2, seltener 3 - 4 Hauptsporen und aus einer lückenlosen bis unterbrochenen Hülle steriler Nebensporen zusammengesetzt (Abb. 129a, b). Der Durchmesser der Sporenballen schwankt zwischen 19,5 - 43 und 12 - 35,5 µm, beträgt also im Mittel 33 x 28,5 µm. Die Hauptsporen sind durchschnittlich 18,5 x 16,5 µm groß, die Schwankungsbreite reicht von 15,5 - 23,0 x 14,0 - 18,0 µm. Der Durchmesser der Hauptsporenzellwand ist mit bis zu 2 µm überdurchschnittlich groß. Ebenso aus der Reihe fällt die Größe der blasigen Nebensporen. Die Werte betragen 7,5 - 15,5 µm x 5 - 11,0 µm, also im Schnitt 12 x 8 µm. Es kann vorkommen, daß die Nebensporen keinen Kontakt mehr zu den oder der Hauptspore haben und nur an andere Nebensporen grenzen. Die Hülle der Nebensporen wird also teilweise zweischichtig. Die Haupt- und Nebensporen besitzen eine unterschiedlich geschichtete Zellwand (Abb. 129c, d, e, f). Die der Hauptspore besteht aus einer inneren, homogen aufgebauten Schicht (Abb. 129c, d: W1), auf die eine zweite, breitere Lage folgt (Abb. 129c, d: W2). Im proximalen Bereich ist die W2-Schicht einheitlich dunkel, während sie in der Peripherie mehr und mehr aufhellt. Die dunkle Färbung ist nur noch in Form von kleinen Einsprengseln sichtbar. Dort, wo sich die Sporenwandschichten voneinander gelöst haben, läßt sich die tatsächliche Trennungslinie eindeutig festlegen (Abb. 129e: Pfeil). An den Stellen, an denen die Hauptsporen weder an ihresgleichen noch an Nebensporen grenzen, ist der Sporenwand noch eine helle Schicht aufgelagert (Abb. 129c, d: W2a). Sobald die Hauptsporen nicht mehr an freien Raum grenzen, ist von der W2a-Schicht nichts mehr zu sehen (Abb. 129c,d: helle Pfeile). Sie geht allmählich in die W2-Schicht über. Die Zellwand der Nebensporen ist einheit-

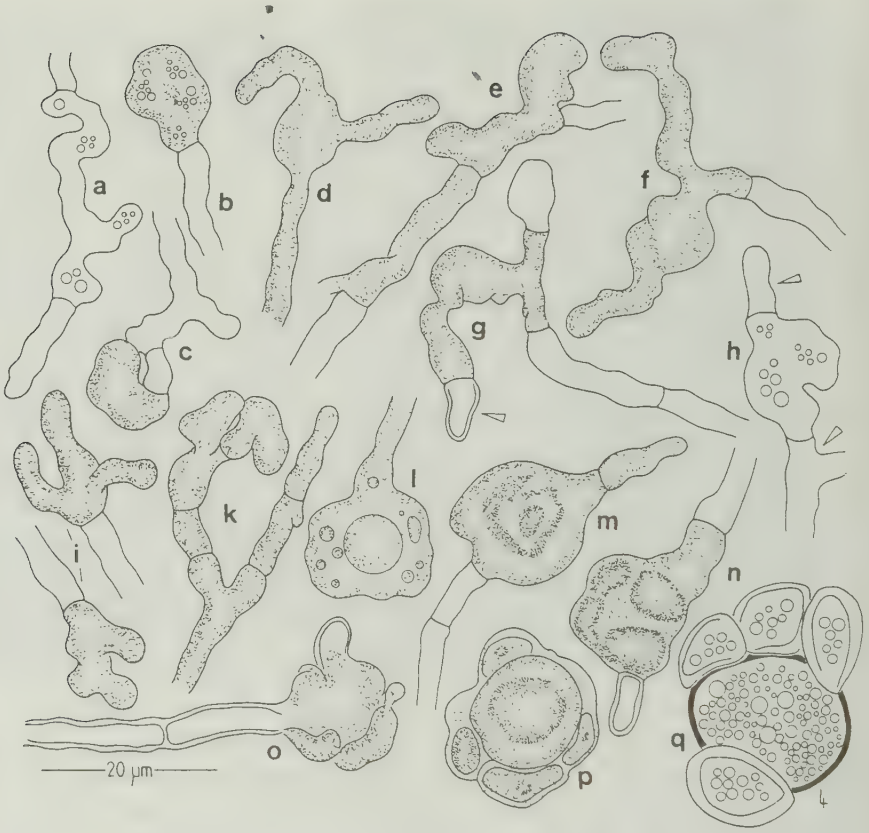


Abb. 128: Urocystis ficariae - Ablauf der Sporenbildung. a-f: durch zunehmendes Anschwellen von apikalen und interkalaren Hyphenpartien sowie durch deren Ein- und Rückkrümmen entstehen die ersten erkennbaren Sporenballeninitialen; die asporogenen Bereiche grenzen sich von den sporogenen ab (g, h); diese wiederum vergrößern sich u.a. durch die Bildung von kurz bleibenden Seitenhyphen (i, k); parallel dazu zeichnen sich in den jungen Sporen große Ölkörper ab (l, m); es folgt die Untergliederung des Cytoplasmas (n, o) und die Differenzierung in Hauptsporen und Nebensporen, die hier noch nicht hyalin sind (p, q), ein.

lich aufgebaut, aber unterschiedlich dick (Abb. 129c, d, f). Beide Arten von Sporen stoßen lückenlos aneinander (Abb. 129f).

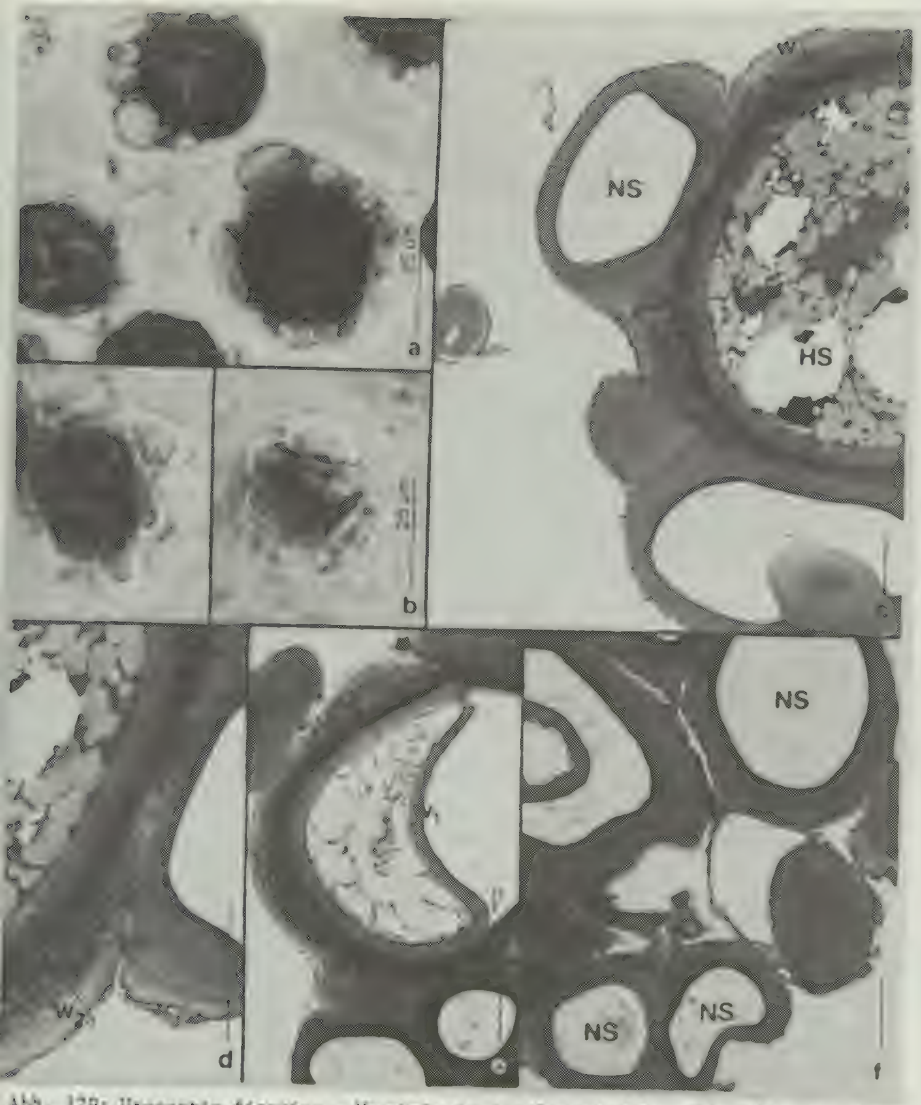


Abb. 129: Urocystis ficariae - Morphologie der Sporenballen. Die Hülle der Nebensporen um die Hauptspore ist oftmals lückenlos (a, b); die Wand der Hauptsporen ist zweischichtig (c, d: W1, W2), die Trennungsgrenze läßt sich in Aufnahme c gut erkennen; dort, wo die Hauptsporenwand an freien Raum grenzt, ist ihr eine zusätzliche Schicht aufgelagert (c, d: W2a); f) die Nebensporenwand ist durchgehend einschichtig.

Haustorienbildung (Abb. 130)

Die Hyphen von Ur. ficariae dringen mit ihrer ganzen Breite in die Wirtszellen ein (Abb. 130a - f) und bilden dort große, traubenförmig verzweigte Haustorien. Beim Eindringen in eine Wirtszelle wird von der Hyphe nur die Wirtszellwand, nicht aber das Plasmalemma durchstoßen. Zwischen Plasmalemma und Hyphenzellwand entsteht eine extrahaustoriale Matrix (Abb. 130a, b: ehM). Im peripheren - dem der Wirtszellwand zugewandten - Bereich werden verstärkt Bläschen abgeschnürt (Abb. 130a, b, c, d: B). Dies erfolgt auch dort, wo erstens die Wirtszellwand noch recht dick ist (Abb. 130b: Pfeile) und zweitens in dem Bereich, wo die haustoriale Hyphe nicht in die Zelle eingedrungen ist, sondern der Wirtszellwand nur parallel gelagert ist (Abb. 130b: Bereich der hellen Pfeile). Daß der Kontakt zwischen Hyphe und Wirtszelle nicht allein genügt, um diese spezifische Reaktion hervorzurufen, wird an der gleiche Hyphe erkennbar (Abb. 130b: dunkler Pfeil). Die Bläschen scheinen aus der gleichen Substanz wie die extrahaustoriale Matrix zu bestehen; sie heben sich von ihr nur durch eine helle Umgrenzung ab. Mit schwächer werdendem Kontakt zwischen den Zellwänden von Hyphe und Wirt ist die extrahaustoriale Matrix weniger deutlich ausgeprägt. Sie verliert sich in der Wirtszellwand allmählich (Abb. 130d, e: dunkle Pfeile). Peripher angeschnitten, ist die Bläschenschicht in der extrahaustorialen Matrix (Abb. 130c: heller Pfeil) gut von der Hyphenzellwandnahen, dunkel erscheinenden Grundmatrix unterscheidbar (Abb. 130c: dunkler Pfeil). Wohl mit zunehmendem Alter des Haustoriums wird eine neue, ausgeprägte Wirtszellwandschicht angelegt (Abb. 130e, f: WZW), die nun das Plasmalemma der parasitierten Zelle und die extrahaustoriale Matrix recht deutlich voneinander trennt. Ein schmaler Streifen gliedert die neugebildete Zellwandschicht von der bereits vorhanden gewesenen Wirtszellwand (Abb. 130e: helle Pfeile). Im Normalfall liegt das Plasmalemma der extrahaustorialen Matrix oder der Wirtszellwand dicht an; partiell ist es jdoch blasenförmig eingestülpt (Abb. 130f: dunkle Pfeile). In diesen Bläschen sind wiederum kleinere Bläschen zu sehen. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß die plasmalemmaumgrenzten Bläschen mit Vesikeln in ihrem Inneren ihren Ausgang von der extrahaustorialen Matrix genommen haben (Abb. 130f: heller Pfeil mit Fragezeichen).

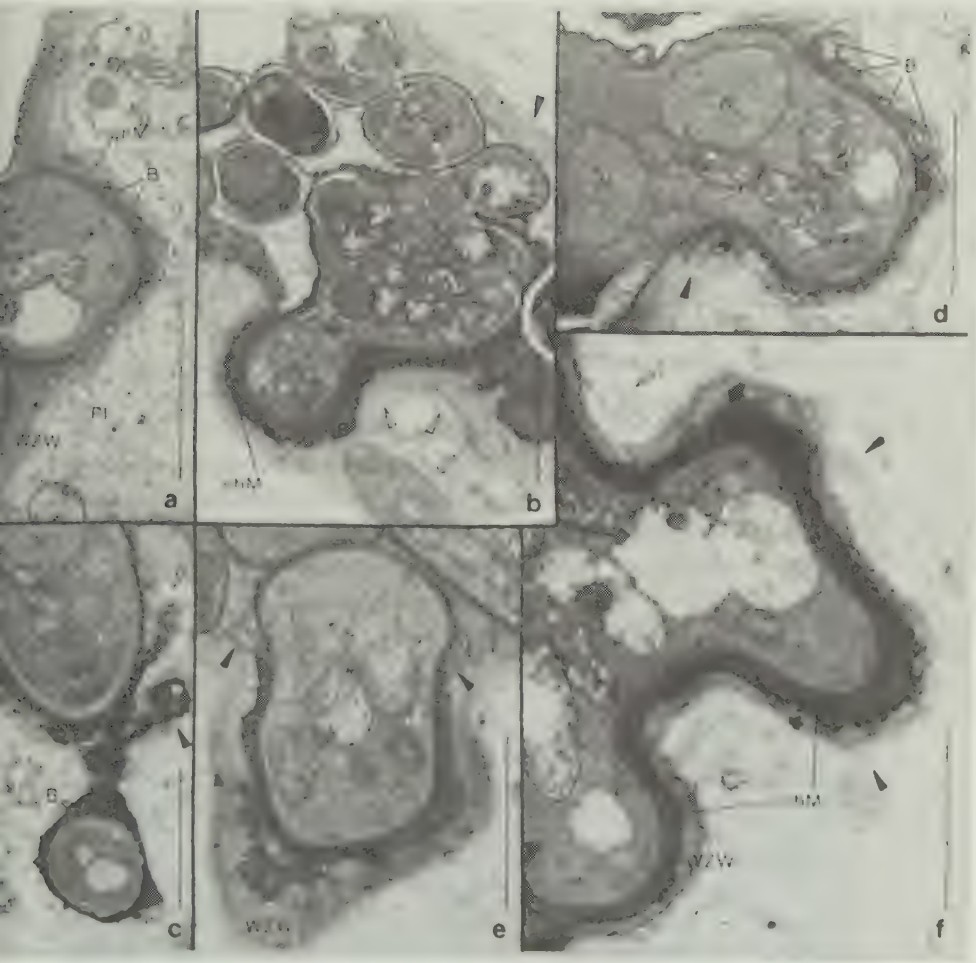


Abb. 130: Urocystis ficariae - Haustorienbildung. a: die haustorialen Hyphen bilden intrazellular eine extrahaustoriale Matrix aus, durch die das Plasmalemma der Wirtszelle oft unregelmäßig eingestülpt wird; die Unterteilung dieser Matrix in eine mehr oder weniger homogene Schicht und einen Bläschen sezernierenden Bereich (b-e), läßt sich am besten in schräg liegenden Schnitten belegen (c); mal sind die Haustorien nur vom Plasmalemma der Wiertszelle umgeben (d), mal von einer dicken Zellwand (e, f); f: an den mit einem Pfeil gekennzeichneten Stellen stülpt sich das Plasmalemma ein, dabei wird Material unbekannter Zusammensetzung und Herkunft eingeschlossen.

Septenporus (Abb. 131)

Die Hyphen von Ur. ficariae sind regelmäßig septiert. Ihre Querwände sind ungefähr gleich dick, laufen aber in Richtung Porus leicht konisch zu und bilden mit abgerundeten Enden den Poruskanal (Abb. 131a - d). Sie bestehen aus einer hellen Mittellamelle (Abb. 131c, d: Ml) und beiderseits aufgelagerten Schichten, die in die seitliche Hyphenwand übergehen. Der Septenporus präsentiert sich in Form von zwei "Doppelmembranen"; diese setzen diesseits und jenseits der Mittellamelle an und sind leicht gewölbt (Abb. 131b, c, d). Das Plasmalemma liegt dem Septum relativ eng an; es ist nicht auszuschließen, daß es sich über den Porus in Form der "Doppelmembranen" hinwegzieht (Abb. 131c, d: dunkle Pfeile). Eine mit bestimmten Organellen angehäufte Zone um den Porusbereich ist nicht vorhanden. Lediglich dunklere Strukturen, die entweder in Kontakt mit (Abb. 131b) oder losgelöst von den "Doppelmembranen" sind, lassen sich vereinzelt feststellen. Teilweise sind sie sogar als Pfropfen auf beiden Porusseiten nachweisbar (Abb. 131c).

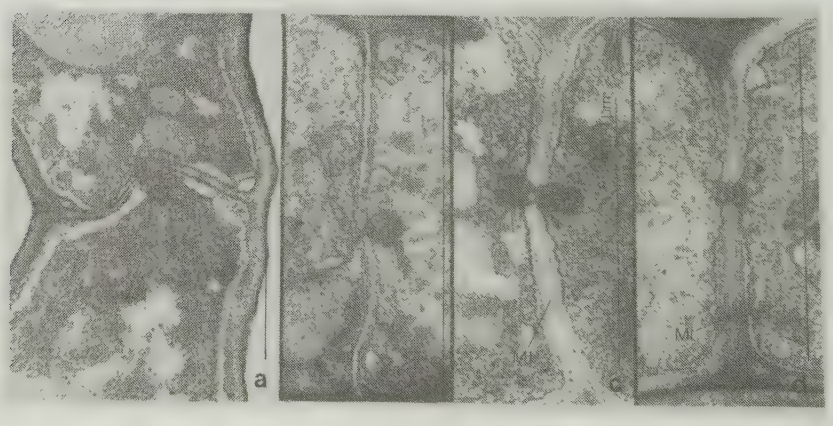


Abb. 131: Urocystis ficariae - Septenporus. a: die nahezu gleich breiten Hyphenquerwände bilden distal einen leichten Vorsprung (z.B. c, d), so daß der Poruskanal in der Mitte leicht verengt ist; der Porus wird von zwei "Doppelmembranen" verschlossen (b-d, a: in wenig gut fixierten Zellen nicht so gut erkennbar), die beidseits der Mittellamelle ansetzen; in ihrer Nähe befinden sich manchmal pfropfenartige Strukturen (a, c).

Urocystis syncocca (KIRCHNER) LINDEBERG
(auf Hepatica nobilis MILL.)

Das Leberblümchen oder Märzblümchen, Hepatica nobilis L., tritt verbreitet in Laubwäldern, Gebüschen, an steinigen Abhängen und unter Hecken auf. Es bevorzugt Kalk- und Lehmboden und ist in der Ebene ebenso zu finden wie vereinzelt in alpinen Regionen (bis 2200 m ü. M.; HEGI III:528-530). Die neuen Blätter eines Jahres erscheinen erst nach der Blütezeit; die samtblauen Blüten fallen daher besonders auf.

Ur. syncocca befällt die Stengel und Blätter von Hepatica nobilis. Im jungen Zustand, aber auch bei ihrer Reife, sind die sich entwickelnden Brandlager kaum erkennbar, da die Blätter von Natur aus auf der Oberseite oft dunkle Flecke aufweisen. Auf der Blattunterseite werden weißlich gefärbte Aufwölbungen sichtbar, die sich später bis zu einem zarten Rosa verfärben können (Abb. 132a): die jungen Brandlager. Das grobe, maschenartige Netz der Wirtsepidermis wird unter der Masse reifender Sporenballen sehr stark gedehnt (Abb. 132b). Schließlich bricht es auf und entläßt die dunkelbraune bis schwarze Sporenmasse (Abb. 132c). An älteren Blättern ist oft zu sehen, daß sich die Sporenlager als Ganzes herausgelöst haben. Schleimspuren auf solchen Blättern lassen vermuten, daß die Brandsporen vielleicht von Schnecken mit Vorliebe verspeist werden.

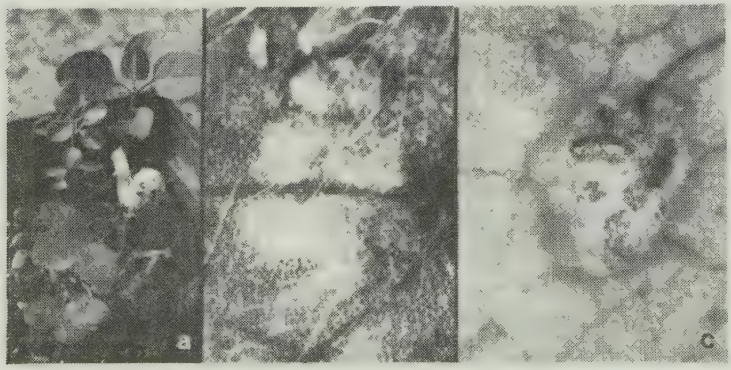


Abb. 132: Urocystis syncocca - Befallsbild. Die Sporenlager befinden sich an der Blattunterseite und an den Stengeln.

Mycel (Abb. 133, Abb. 134)

Noch vor einsetzender Sporenbildung untersucht, sind die Hyphen von Ur. syncocca annähernd gleich breit. Regelmäßig sind in Hyphenverlauf an ihnen Pseudosepten zu erkennen (Abb. 133: helle Pfeile). Es handelt sich hierbei um nur halb ins Hypheninnere vorspringende Septen. Mit ihrem Auftreten ist stets eine Aufwölbung der dem Septenansatz gegenüberliegenden Hyphenwand verbunden. Im apikalen, aber auch basalen Bereich weichen die Wandschichten oft deutlich auseinander. Lichtmikroskopisch betrachtet, könnte man diese Art von Septen daher leicht als eine Einstülpung der Hyphenwand bezeichnen. Daß dies hier nicht der Fall ist, geht aus den elektronenmikroskopischen Aufnahmen hervor. Sehr selten wächst die Hyphe an der Aufwölbungsstelle im Pseudoseptenbereich aus. Weniger regelmäßig ließen sich im Gewirr der Hyphen schnallenähnliche Gebilde finden, obwohl diese auch hier verbreitet sind (vgl. Abb. 134c - f). Eine Aussparung im Zentrum dieser Strukturen läßt vermuten, daß wie bei einer echten Schnalle ein Auswuchs gebildet wird, der wieder Kontakt zu der Haupthyphe aufgenommen hat. Allerdings ist die Verschmelzungsstelle in keinem Fall und zu keinem Zeitpunkt eindeutig auszumachen, so daß sich Auswuchs und Hyphe tatsächlich nur berühren dürften. Die genannten Pseudoschnallen wachsen oft aus (Abb. 133: dunkle Pfeile). Im übrigen sind die Hyphen reich verzweigt und regelmäßig septiert. Die Bildung von Verzweigungen und das Auftreten von Septen sind nicht zwangsläufig miteinander verbundene Prozesse. Die dichte Verflechtung der Hyphen ist auch durch das gehäufte Auftreten von Anastomosen bedingt (Abb. 133: Doppelpfeile). Die Pseudosepten (vgl. Abb. 133: helle Pfeile) besitzen die gleiche Substruktur wie reguläre Septen. Im basalen Bereich werden sie von der seitlichen Hyphenwand überzogen, die an dieser Stelle keine Unregelmäßigkeit erkennen läßt (Abb. 134a, b: Pfeil). Oftmals wandert ein Kern über das Pseudoseptum hinweg. Der feinstrukturelle Aufbau läßt vermuten, daß auch diese Septen einen Porus besitzen (Abb. 134b). Die Feinstruktur schnallenähnlicher Gebilde ist in Abb. 134c bis f wiedergegeben (vgl. Abb. 133: dunkle Pfeile). Ausgehend von zwei bereits vorhandenen Septen, hat sich vom gemeinsamen Berührungspunkt aus eine noch kleine Auffaltung gebildet (Abb. 134c: Pfeil). Daran ist jedoch nur eine Septenschicht beteiligt. Die Mittellamelle endet hier. Ebenfalls dort, wo die Septen zusammenstoßen, endet die Mittellamelle bei den beiden folgenden Beispielen (Abb. 134d, e). In Zentrum der Pseudoschnallen bleibt stets eine kleine Aussparung übrig, über die sich beidseits jeweils eine der Septenschichten hinwegzieht.

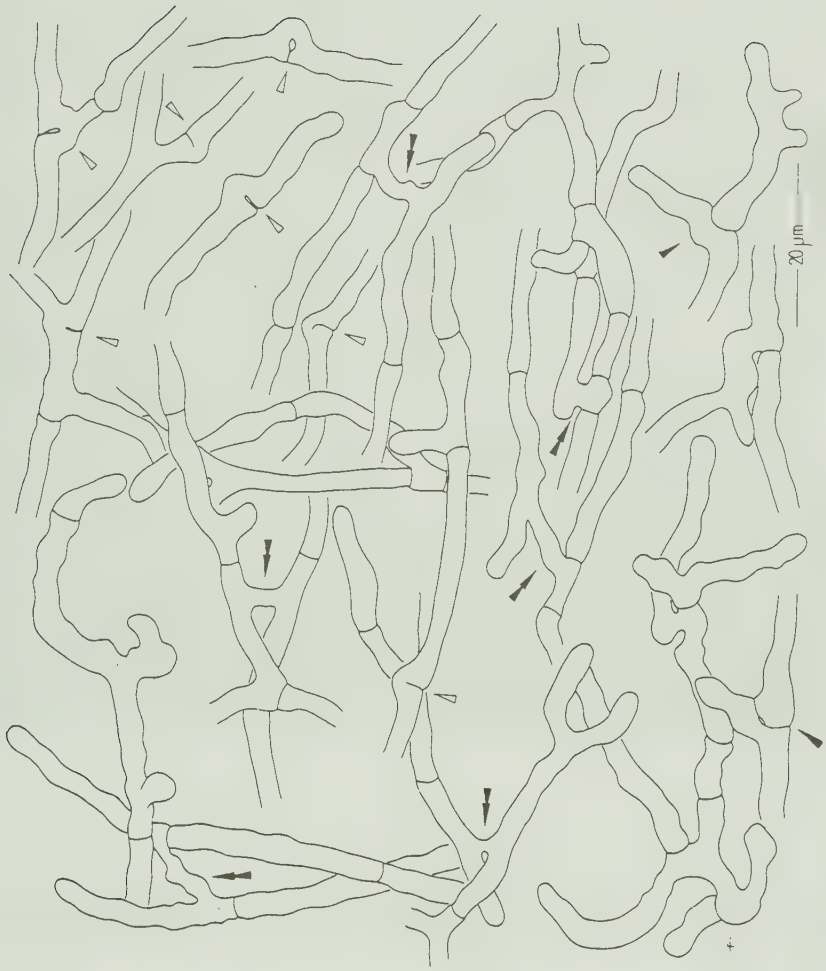


Abb. 133: Urocystis syncocca - Mycel vor der Sporenbildung. Die Hyphen sind durch reichliche Anastomosenbildung gekennzeichnet (Doppelpfeile); regelmäßig treten auch Pseudosepten (helle Pfeile) und Pseudoschnallen (dunkle Pfeile, vgl. auch Abb. 134) auf.

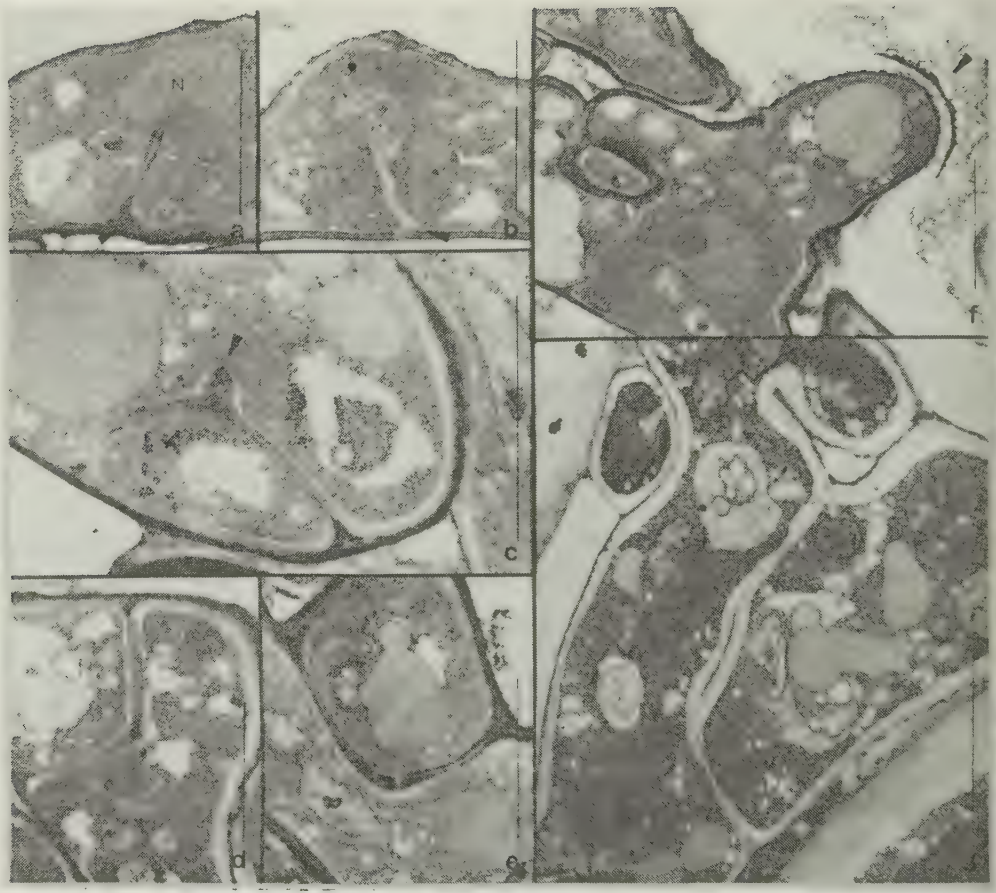


Abb. 134: Urocystis syncocca - Ultrastruktur der Hyphen mit Pseudosepten (a-c) ihre Verankerung in der seitlichen Hyphenwand unterscheidet sich nicht von der der regulären Septen; auch wenn die Pseudoschnallen feinstrukturell recht unterschiedlich sind (c-g), ist ihnen doch stets eine zentral gelegene Aussparung gemeinsam; sie scheint in einigen Fällen (z.B. e) eindeutig durch Auseinanderweichen der die Mittellamelle flankierenden Wandschichten zu entstehen.

Keinerlei Kontakt mehr miteinander haben die in Abb. 134f, g dargestellten Septen, durch die ebenfalls ein schnallenähnliches Gebilde entstanden ist. Die Aussparung im Zentrum ist in diesem Fall ungewöhnlich groß. Aus dieser Aufnahme ist zudem ersichtlich, daß die auswachsende Pseudoschnalle dabei ist, in eine Wirtszelle einzudringen (Abb. 134f: Pfeil).

Bildung der Sporenballen (Abb. 135)

Mycel, das zur Sporenbildung übergeht, reichert sehr viel Reservesubstanz an. Die zahlreichen, stark lichtbrechenden Ölkörper verleihen den einzelnen Hyphen eine gelbliche Farbe. Mit beginnender Sporenbildung verliert sich der regelmäßige Verlauf der Hyphen mehr und mehr durch lokales oder sich weiter erstreckendes Anschwellen von einzelnen Abschnitten (Abb. 135a, b). Fortschreitendes Anschwellen und beginnende Einkrümmung (Abb. 135c) sowie ein Biegen und Wenden der Hyphen in und um sich selbst (Abb. 135d) führt zur Entstehung bereits größerflächiger Strukturen. Meistens sind solche Initialstadien auf eine Hyphenzelle beschränkt; doch können auch mehrere hintereinanderliegende Zellen der gleichen Hyphe die beschriebenen Veränderungen aufweisen (Abb. 135e). Das Resultat sind mehrere aufgeblasene Zellen in kettenförmiger Anordnung. Die Größe der jungen Sporenballenanlagen nimmt zu (Abb. 135f). Immer deutlicher trennen sich sporenbildender und nicht sporenbildender Bereich. Die asporogenen Hyphen - entweder deutlich vom jungen Sporenkäuel abstehend (Abb. 135g) oder ihm als weniger dicht plasmatisch aufliegend (Abb. 135h, i) - zeigen klar erkennbare Desorganisationserscheinungen ihres Plasmas (Abb. 135i, k: Pfeile). Sie vakuolisieren vollständig und werden schließlich vom Knäuel abgelöst. Gelegentlich ist zwischen dem sporogenen, zusammengekrümmten Hyphenbereich - in Aufsicht Abb. 135l, o und Seitenansicht m - eine amorphe, schleimig aussehende Schicht zu sehen, die sich vom Plasma der Hyphen abhebt (Pfeile). In der unsegmentierten, runden Plasmamasse heben sich schließlich einzelne Bereiche ab (Abb. 135n). Die Abgrenzungen werden bald auch in Form von Septen sichtbar (Abb. 135o). Die Differenzierung in die noch nicht festgelegte Sporenform hat begonnen. Sie zeichnet sich immer deutlicher ab. Die künftigen Nebensporen liegen stets an der Peripherie des jungen Sporenballens. Sie zeigen oft noch länger als die zentralen Hauptsporen Mycelcharakter (Abb. 135p), nehmen schließlich aber die endgültige, blasenartige Form an (Abb. 135g). Die Differenzierung in plasmaführende Hauptsporen und hyaline Nebensporen erfolgt relativ spät in der Sporenballenontogenie (Abb. 135p, q). Die Nebensporen besitzen bis zur primären Differenzierung noch reservesubstanzhaltiges Cytoplasma.

Abb. 135: Urocystis syncocca - Sporenbildung. Die Sporenballen aus Hauptsporen und Nebensporen (p, q) nehmen ihren Ausgang von Hyphen, die an verschiedenen Abschnitten anschwellen und sich drehen und wenden (a-e); f,g: durch weiter fortschreitende Anschwellung entstehen erste, größerflächige Hyphenabschnitte; h-l: Herausdifferenzierung der jungen Sporenballenanlagen durch Trennung von asporogenen und sporogenen Bereichen; an ihnen setzen sich oft schleimig wirkende Bereiche ab (m); n, o: Untergliederung der Plasmamasse durch Bildung von Septen und Entstehen von Haupt- und Nebensporen.

Morphologie der Sporenballen (Abb. 136)

Die Sporenballen von Ur. syncocca sind sehr kompakt. Pro Sporenballen sind bis zu 9 Hauptsporen vorhanden, die von einer unterbrochenen Schicht hyaliner Nebensporen umgeben sind. Die Größe der Sporenballen beträgt im Schnitt 24,5 x 32 µm, die Schwankungsbreite reicht jeweils von 19 - 35,0 auf 21,0 - 43 µm. Eine einzelne Hauptspore mißt durchschnittlich 12 x 15,5 µm; untere und obere Grenzwerte liegen bei 7,5 - 14,0 und 11,5 - 19,5 µm. Mit bis zu 1,5 µm wird die Sporenwand oft sehr dick. Die peripher liegenden Nebensporen sind sehr viel kleiner als die Hauptsporen, außerdem hyalin und bilden niemals eine zusammenhängende Schicht. Länge und Breite variieren zwischen 4 - 10 und 7,5 - 15,4 µm; der Mittelwert liegt bei 6,5 x 11 um. Die Dicke der Nebensporenwand reicht oftmals mit fast 1,5 µm an die der Hauptsporen heran (Abb. 136a, b). Nebensporen und Hauptsporen unterscheiden sich bereits in noch nicht ganz ausdifferenzierten Zustand (Abb. 136c, d). Die Wand der Hauptsporen ist zweischichtig aufgebaut: einer inneren, relativ dicken Schicht (Abb. 136c, d: W1) folgt eine schmale, dunklere Lage (Abb. 136c, d: W2). Die Dicke der äußeren Schicht kann variieren - das ist bereits aus Abb. 136c ersichtlich - und durchgehend mächtiger werden (Abb. 136e), wenn die Nebensporen ausdifferenziert sind. Dies ist jedoch nicht immer der Fall.

Haustorienbildung (Abb. 137)

Die parasitäre Lebensweise von Ur. syncocca manifestiert sich auf zellulärer Ebene in der Bildung von Haustorien (Abb. 137a - h). Die eindringenden Hyphen bewirken zunächst durch die Zellwand hindurch eine Aufwölbung des Plasmalemmas im Inneren der Zelle (Abb. 137a, b, c: Pl). Bei gegenseitigem Kontakt von Hyphe und Wirtszelle wird die sogenannte Penetrationsmatrix abgeschieden, die die Zellwand infiltriert und jenseits von ihr, aber außerhalb des Plasmalemmas, wieder zum Vorschein kommt (Abb. 137a: Pfeile). Diese Substanz wird in immer größerem Umfang abgeschieden und etabliert sich als extrahaustoriale Matrix (Abb. 137b, c: ehM) zwischen Wirtszellwand bzw. Hyphenzellwand und Plasmalemma. Ein Vergleich der Aufn. a, b und c dokumentiert, wie die Zellwand der parasitierten Zelle durch die stärker werdende Ausbildung der extrahaustorialen Matrix nicht nur immer mehr durchdrungen, sondern sogar aufgelöst wird. Mit Abnahme des engen Kontaktes von Hyphe und Wirtszelle verliert sich die

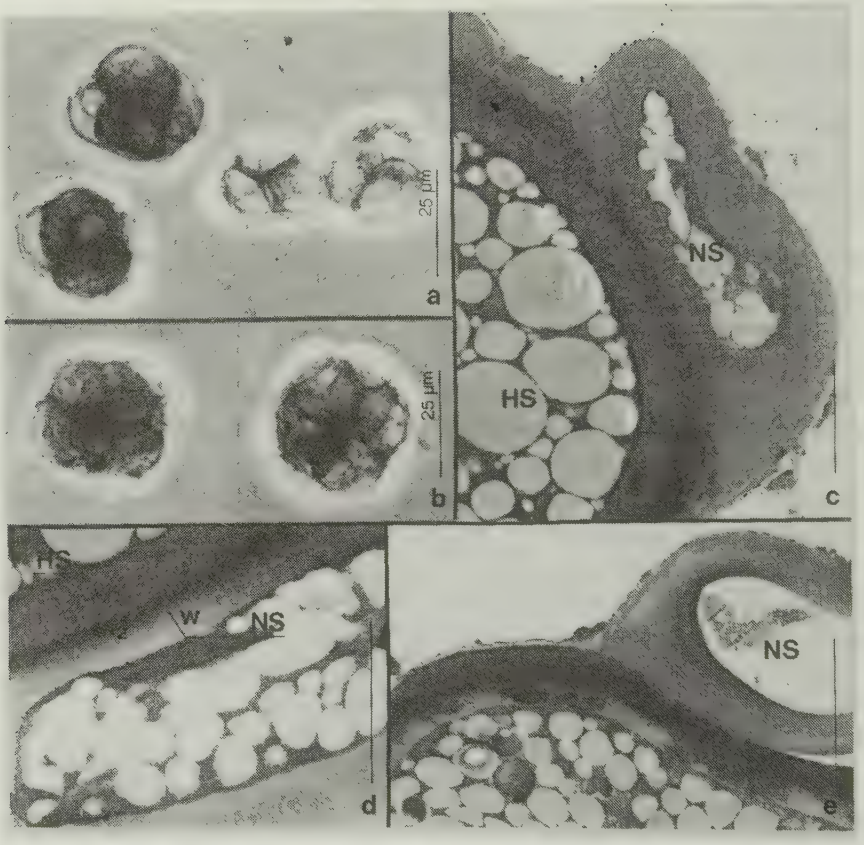


Abb. 136: Urocystis syncocca - Morphologie der Sporenballen. Die Hauptsporen sind von einer unterbrochenen Nebensporenhülle umgeben (a, b); die Hauptsporen besitzen eine zweischichtige Zellwand (c, d); die schmälere, äußere Schicht (W2) kann dünner (c, d) oder gleich dick wie die innere Schicht (W1) sein; die Nebensporenwand ist durchgehend einschichtig (e).

extrahaustoriale Matrix in der Wirtszellwand, bis nichts mehr davon zu sehen ist (Abb. 137c, e: Pfeile). In den Zellen wachsen die Hyphen zu gelappten und verzweigten Haustorien heran (Abb. 137d, e). Mehrere lappenartige Auswüchse sind in Abb. 137e angeschnitten. Die vom inter- zum intrazellulären Wachstum übergehenden Hyphen sind normalerweise nur in ihrem interzellularen Verlauf septiert (Abb. 137d) und oft befinden sich die Kerne noch nicht im haustorialen Teil. Auch hier gibt es Ausnahmen: die unter Abb. 137f dargestellte Hyphe

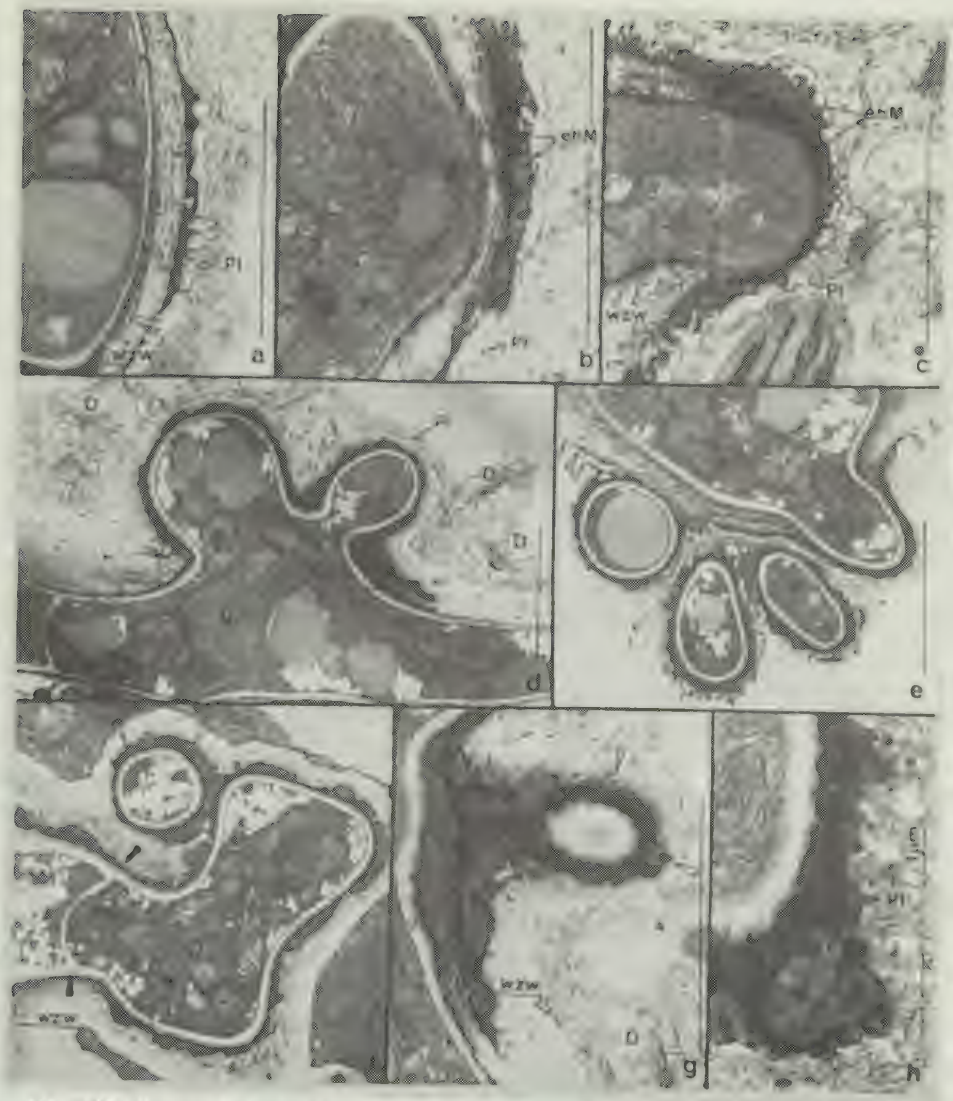


Abb. 137: Urocystis syncocca - Haustorienbildung. Durch die Bildung einer Penetrationsmatrix beim ersten Kontakt von Hyphe und Wirtszelle wird die Zellwand des Wirtes zunächst infiltriert und dann aufgelöst (a-c); die Haustorien sind traubenförmig verzweigt (d-e) und selten septiert (f); ihr Charakteristikum ist eine auffällige extrahaustoriale Matrix zwischen Hyphen- und Wirtszellwand/Plasmalemma (d-h); Matrix und Hyphenwand sind oft nur undeutlich voneinander getrennt (g-h); in dem Bereich der Matrix, der der Wirtszellwand zugewandt ist, werden Bläschen abgeschieden.

ist knapp oberhalb der Wirtszellwand - also bereits im Haustorienbereich - septiert. Hier und in Aufn. d dieser Abbildung fällt auf, daß sich zwischen extrahaustorialer Matrix und Wirtsplasmalemma wieder eine wohl ausgeprägte Zellwand gebildet hat, während in anderen Fällen davon kaum etwas zu sehen ist (Abb. 137e). Die extrahaustoriale Matrix läßt besonders in ihren peripheren Bereichen viele Bläschen erkennen (Abb. 137f, g, h: B). Sie weisen die gleiche Farbe wie die extrahaustoriale Matrix auf. Doch sind sie stets von einem hellen Hof umgeben und heben sich dadurch ab. Auch fließen die Bläschen oft ineinander und bilden dadurch kleine Komplexe (Abb. 137h: Pfeil). Die der Hyphe zugewandte Matrixschicht ist mehr oder weniger homogen aufgebaut (Abb. 137g, h, besonders f: helle Pfeile). Der in Abb. 137g peripher angeschnittene Wirtszellwandbereich (Pfeile) ist bereits stark von den Bläschen der extrahaustorialen Matrix durchsetzt. In der Wirtszelle befinden sich oft Dictyosomen in Nähe des Haustoriums (Abb. 137d, g: D).

Septenporus (Abb. 138)

Eine Mittellamelle und beidseits anliegende Zellwandschichten bilden die Substruktur der Septen von Ur. syncocca (Abb. 138a, b). Diese Zellwandschichten laufen nahtlos in die seitlichen Hyphenwände über. In ihrem Zentrum sind die Septen von einem einfachen Porus durchbrochen. Der Porenkanal ist in der Mitte durch die auf Höhe der Mittellamelle leicht vorspringende Septenwand geringfügig verengt (Abb. 138b: dunkle Pfeile). Er wird von jeweils einer "Doppelmembran", die diesseits oder jenseits der Mittellamelle ansetzt, verschlossen. Die Aufnahmen zeigen, daß die jeweils äußere "Membran" öfters aufgeplatzt ist. Wie eine andere Aufnahme (Abb. 138b) vermuten läßt, sind vielleicht drei "Membranen" am Verschluß des Porus beteiligt (helle Pfeile). Eine der Zellen weist in Septennähe einen auffälligen Komplex aufgefalteter "Membranen" auf (Abb. 138a: aM). Der Bereich um die Poren weist keine charakteristischen Besonderheiten auf.

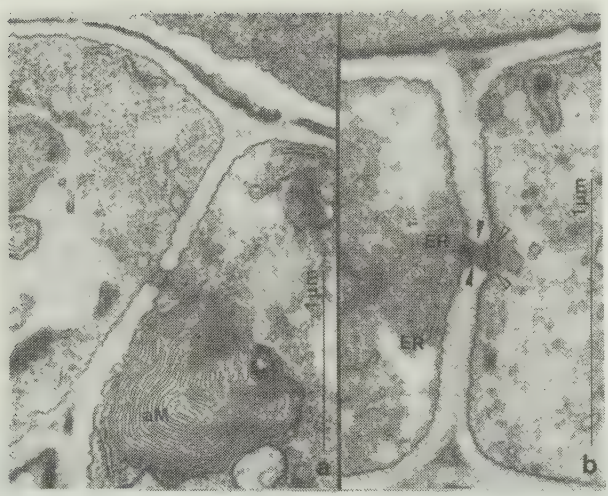


Abb. 138: Urocystis syncocca - Septenporus. Die Septen sind annähernd gleich breit (a, b); der zentrale Porus wird von je zwei "Doppelmembranen" verschlossen (a, b).

Urocystis agropyri (PREUSS) SCHRÖTER
(auf Alopecurus pratensis L.)

Der Wiesenfuchsschwanz, Alopecurus pratensis L., kommt auf feuchten frischen Wiesen, Fettmatten, in Baumgärten sowie auf Sumpfwiesen vom Tiefland bis in die Alpen vor und ist in fast ganz Europa, im Kaukasus und in Nordasien verbreitet. Er ist ein sehr frühes, ertragreiches Futtergras, das Winterfröste und lange Schneebedeckung relativ gut erträgt (HEGI I:216-220).

Abb. 139: Urocystis agropyri - Befallsbild. Sporenlager auf Blattspreiten (a, b) und Blattscheiden (c).

Alopecurus pratensis bildet z. T. sehr dichte Horste (Abb. 139a). Allerdings werden von den Halmen bzw. Blättern eines Horstes immer nur wenige durch Ur. agropyri befallen. Die streifenförmigen Brandlager sind auf Blattspreiten (Abb. 139b) genauso zu finden wie auf den Blattscheiden (Abb. 139c). In jungen Stadien lediglich weißliche Streifen darstellend, fallen die schmalen Lager

erst bei der Sporenreife auf. Querschnitte befallener Blätter zeigen, daß sich das Mycel vorwiegend im Mesophyll der Interkostalfelder ausbreitet. Zwischen die großen Blasenzellen der Epidermis - sie liegen über dem Meosphyllbereich - und noch weniger zwischen die lignifizierten Zellen über der den Leitbündeln dringen die Hyphen nicht ein. Das Mycel reicht jedoch im lateralen Bereich der Leitbündel bis hart an die parenchymatische Bündelscheide heran. Unter dem Druck der reifenden Sporenballen platzt die Epidermis in schmalen Längsrissen auf und setzt die dunkle Sporenmasse frei.

Mycel (Abb. 140)

Das Mycel vor der Sporenbildung zeigt als Charakteristikum Pseudosepten in Form nur bis zur Hälfte des Hyphendurchmessers ausgebildeter Querwände (Abb. 140: helle Pfeile). Sie besitzen - durch das Lichtmikroskop betrachtet - oftmals eine doppelte Kontur und erwecken den Anschein, als ob es sich um Einfaltungen der Hyphenwand handeln würde. Die Pseudosepten verursachen stets eine Aufwölbung der dem Septenansatz gegenüberliegenden Hyphenwand. Sie befinden sich in der Regel an geraden Hyphen. Eine ähnliche Ausbildung bei nicht gerade verlaufenden Hyphen ist in manchen Fällen auch durch einen Knick der Hyphe bedingt (Abb. 140: schwarzer Pfeil). Wie in der Abb. 140 dargestellt, muß die Entstehung von Seitenhyphen nicht mit einer Septenbildung verbunden sein. Gelegentlich sind zwischen den Hyphen Anastomosen zu beobachten (Abb. 140: Doppelpfeil).
Die Ultrastruktur der Pseudosepten präsentiert sich wie folgt (Abb. 141a): im proximalen Teil ist ihr Aufbau einem echten Septum mit ausgebildeter Mittellamelle vergleichbar. Distal weichen dagegen die Hyphenzellwände auseinander, so daß die Pseudosepten eine kuppelartig abgerundete und apikal verdickte Form erhalten. Die Kerne der dikaryotischen Hyphen liegen meistens dicht beisammen (Abb. 141b). In der Aufnahme Abb. 141c ist der Spindelpolkörper angeschnitten (SPK). Er befindet sich in der dargestellten Schnittebene außerhalb der an dieser Stelle offenen Kernmembran. In den Hyphen treten gelegentlich multivesikuläre Körper auf (Abb. 141a, c: MK). Viele Vesikel werden hierbei von einer gemeinsamen Membran eingeschlossen.

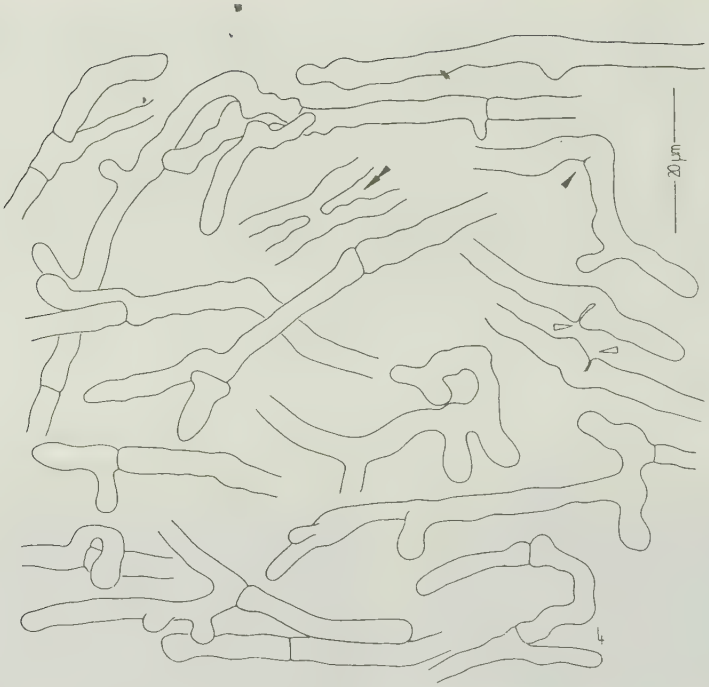


Abb. 140: Urocystis agropyri - Mycel vor der Sporenbildung. An den Hyphen fallen Pseudosepten (dunkle Pfeile) und Anastomosen auf (Doppelpfeile).

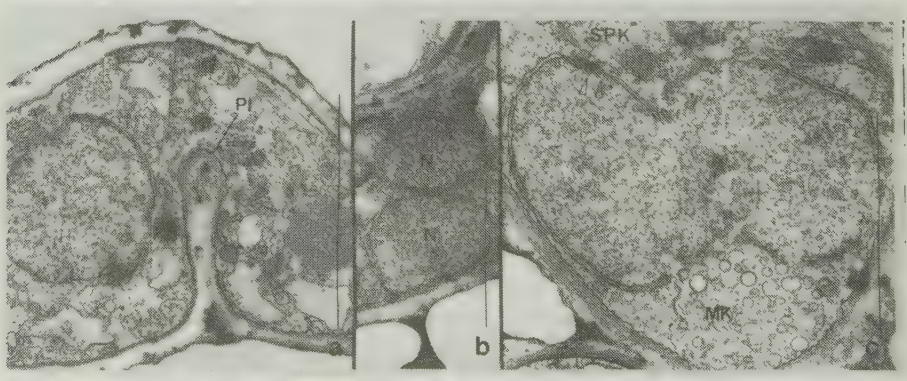


Abb. 141: Urocystis agropyri - Ultrastruktur der Hyphen. Die Pseudosepten (a) sind an ihrem ampullenförmig erweiterten, distalen Ende erkennbar; in den dikaryotischen Hyphen liegen die Kerne oft dicht beisammen (b); c: Teil eines angeschnittenen Spindelpolkörpers.

Bildung der Sporenballen (Abb. 142, Abb. 143)

Bei beginnender Sporenbildung ist von annähernd gleich breiten Hyphen nichts mehr zu sehen, statt dessen treten überall Anschwellungen von Hyphenpartien auf (Abb. 142a). Im einzelnen sind dies unterschiedlich lange Seitenäste an den Hyphen (Abb. 142b) - oft räumlich sehr eng beisammen stehend (Ab. 142c) und ballonartig aufgeblasen. Zusammen mit den Seitenhyphen verbreitert sich auch die Stammhyphe zu einem großflächigen Gebilde (Abb. 142d). Gelegentlich sind ähnliche Strukturen erkennbar, die keine Verbindung mehr zu anderen Hyphen haben. Dies läßt vermuten, daß sich sporogene und asporogene Bereiche bald voneinander trennen. Angeschwollene Hyphenäste neigen dazu , sich einzukrümmen (Abb. 142f). In günstigen Fällen ist zwischen sich berührenden Hyphen zu beobachten, daß sich die Zellwandkonturen verlieren und eine einheitliche Oberfläche entsteht (Abb. 142g: Pfeile). In diesem Stadium ist noch erkennbar, daß lediglich zwei Hyphenäste an der jungen Sporenanlage beteiligt sind. Durch die zunehmende Anschwellung entstehen unterschiedlichst geformte Sporenballeninitialen, die sich mehr und mehr abrunden (Abb. 142h, i). Sie lassen schließlich nicht mehr erkennen, wo die Seitenhyphen ansetzen bzw. was überhaupt ehemals Seitenhyphe war. In sehr vielen Fällen ist die Herkunft einer Sporenanlage von einer einzelnen Hyphe zu ermitteln. Es kommt selten vor, daß nahe beieinander an derselben Hyphe gleich zwei Sporenanlagen entstehen, wie dies in Abb. 142k abgebildet ist. Denn meist sehr früh schon wird aus den umliegen-

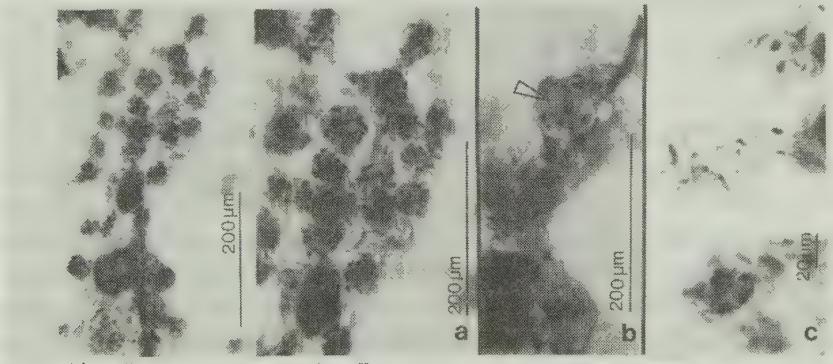


Abb. 143: Urocystis agropyri - Kernfärbung fast reifer Sporenballen. Pro Sporenballen sind zahlreiche Kerne vorhanden; Mono- und Dikaryen sind in zentralen und peripheren Zellen gleicherweise erkennbar (a, b); vereinzelt sind Dikaryen im Zentrum eines Ballens nachweisbar (c: Pfeil).

Abb. 142: Urocystis agropyri - Bildung der Sporenballen. Die Sporenbildung beginnt mit der Anschwellung interkalarer und besonders apikaler Hyphenabschnitte (a, b) und gleichzeitiger Bildung von Seitenhyphen (c) oder lappenartiger Ausstülpungen (d, e); die sporogenen Abschnitte krümmen sich ein (f-h); erste erkennbare, junge Knäuel entstehen, die sich dadurch abheben, daß sich sprogene und asporogene Bereiche trennen (i-l); große Öltropfen sammeln sich an (m, n) und es schälen sich die einzelnen Sporen heraus (o, p); die Herausdifferenzierung der Nebensporen hat hier noch nicht stattgefunden.

den sporogenen Hyphen das Plasma abgezogen (Abb. 1421, vgl. Fig. e); die hyalinen Hyphen kollabieren dann. Mit zunehmender Sporenreife wird die Plasmamasse der jungen Anlagen unterteilt; Septen werden sichtbar. Es ist wahrscheinlich, daß viele der ursprünglichen, in den Hyphen bereits angelegten Septen später auch für die Unterteilung in einzelne Sporen verantwortlich sind. In den jungen Anlagen bilden sich große Öltropfen, die sich gleichsam aus kleineren aggregieren (Abb. 142m, n) und es schälen sich in einem letzten Schritt Hauptsporen und Nebensporen heraus (Abb. 142o, p). Zentral gelegene, dicht plasmatische Hauptsporen heben sich von peripheren, hyalinen und infolgedessen blasenartig erscheinenden Nebensporen ab (Abb. 142o, p). Der hyphale Charakter besonders der Nebensporen ist oftmals auch in späten Stadien der Sporogenese noch erkennbar.
Kernfärbungen an fast reifen Sporenballen ergaben zunächst eine Vielzahl von Kernen pro Sporenballen (Abb. 143a). Kernpaare und Einzelkerne verteilen sich dabei über den ganzen Sporenballen. Im Zentrum der Sporenballen sind Dikaryen (Abb. 143b: Pfeil) ebenso anzutreffen wie Einzelkerne (Abb. 143c).

Morphologie der Sporenballen (Abb. 144)

Die Sporenballen von Ur. agropyri sind durchschnittlich aus 1 - 2, maximal aus 3 Hauptsporen zusammengesetzt. Sie werden fast komplett - in manchen Fällen vollkommen - von den hyalinen, blasenartigen Nebensporen umgeben (Abb. 144a, b). Diese heben sich durch ihre blaß-braune Färbung deutlich von den dunkelbraunen Hauptsporen ab.
Von Ur. agropyri wurden zwei Aufsammlungen untersucht; eine stammte von Alopecurus pratensis und eine andere von Agrostis tenuis. Einigermaßen signifikant unterscheidet sich die Größe der Sporenballen, weniger die der Hauptsporen und Nebensporen. Nachfolgend sind die Angaben, die sich auf die Aufsammlung auf Agrostis tenuis beziehen, in Klammern gesetzt.
Die Größe der Sporenballen beträgt im Schnitt 27,5 x 25,0 (22,5 x 22) µm, mit einem jeweiligen Schwankungsbereich von 21,0 - 35,0 und 19 - 29,5 (14,0 - 28,0 x 14,5 - 25,0) µm. Länge und Breite der Hauptsporen liegen bei 10,5 - 19 x 12 - 19 (10,5 - 19,5 x 9 - 17,5) µm, betragen also im Mittel 16,5 x 16 (14,5 x 14) µm. Die Zellwand der Hauptsporen kann bis zu 2 µm stark werden. Bei mehreren Hauptsporen pro Sporenballen sind erstere oft auffällig abgeplattet. Weniger stark ist mit maximal 1 µm die Zellwand der Nebensporen. Ihre Ausmaße

betragen durchschnittlich 9 x 7 (7,5 x 8) µm, die Grenzwerte liegen bei 5,5 - 12 x 5 - 10 (3,5 - 11 x 4,5 - 10,5) µm. Ultrastrukturelle Aufnahmen zeigen, daß Hauptsporen und Nebensporen lückenlos aneinander grenzen und zudem in diesem Fall die Nebensporen eine komplette Schicht um die Hauptsporen bilden (Abb. 144c). Die hyalinen Nebensporen - sie besitzen hier noch Plasmareste - sind durchweg mit einer einschichtigen Sporenwand ausgestattet (Abb. 144c, d). Vereinzelt sind bei günstig gelegenen Schnitten ehemalige Septenporen angeschnitten (Abb. 144c: heller Pfeil). Die Hauptsporen sind äußerst dicht mit reservesubstanzhaltigem Plasma angefüllt (Abb. 144c, d: Ök). Ihre Zellwand ist durchgehend zweischichtig aufgebaut (Abb. 144e, f). Die innere, breitere Schicht (Abb. 144e, f: W1) läßt bei hoher Vergrößerung eine Abfolge von helleren und dunkleren Phasen erkennen (Abb. 144f: W1-Pfeile). Der fließende Übergang zur äußeren, schmäleren und wenig elektronendurchlässigen Schicht (Abb. 144e, f: W2) ist deutlich sichtbar. Mit einem schmalen nur eine Nuance dunkleren Streifen - daher überhaupt nur bei hoher Vergrößerung erkenntlich - schließt die W2-Schicht die Sporenwand nach außen ab. Eine amorphe Auflagerung auf das Epispor kittet gleichsam zwei Sporen zusammen (Abb. 144f: Bereich zwischen den hellen Pfeilen). Diese Substanz wird offenbar von jeder Spore bei der Zusammenlagerung eingebracht. Dies zeigt die helle Phase, die sich ungefähr in der Mitte dieser Schicht befindet (Abb. 144e, f: Doppelpfeil). Sie ist auch noch vorhanden, wo Hauptsporen an Nebensporen grenzen (Abb. 144g: Pfeile). Die ultrastrukturellen Aufnahmen verdeutlichen, daß Ecken und andere 'Leerräume' innerhalb eines Sporenballens von einer unterschiedlich stark ausgeprägten W2-Schicht ausgeglichen werden können (Abb. 144 z. B. c, g: große Pfeile).

Haustorienbildung (Abb. 145)

Neben vorwiegend interzellularem Wachstum dringen die Hyphen in spezieller Ausbildung auch ganz massiv in ihre Wirtszellen ein (Abb. 145). Die entsprechenden Hyphen sind wie die interzellularen dikaryotisch (Abb. 145a: N). Normalerweise dringen sie mit ihrer vollen Breite in die Wirtszelle ein (Abb. 145a, b, g, h); selten sind sie an der Durchbruchstelle der Zellwand verengt (Abb. 145c: helle Pfeile) und ebenso selten innerhalb einer Zelle septiert (Abb. 145c: dunkler Pfeil). Intrazellular wachsen die Hyphen zu größeren gelappten Haustorien heran (Abb. 145d). Oftmals füllen sie die ganze Breite einer Zelle aus (Abb. 145e: Bereich zwischen den Pfeilen). Bei dicht von

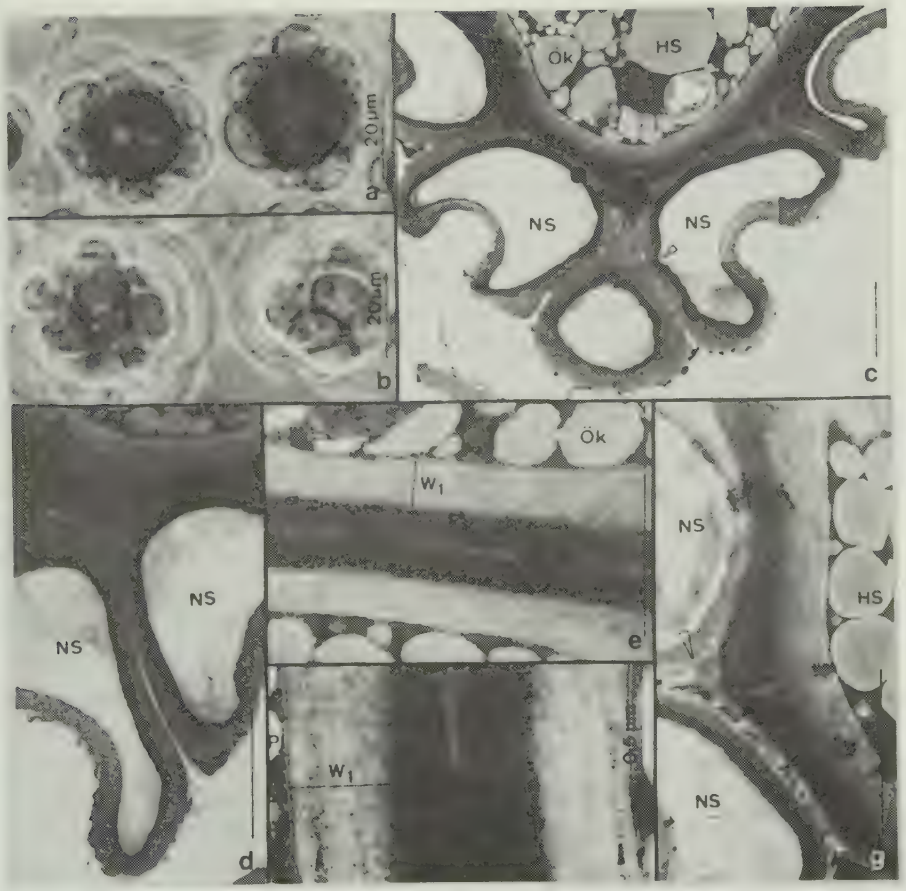


Abb. 144: Urocystis agropyri - Morphologie der Sporenballen. Die Hülle der Nebensporen um die Hauptsporen ist fast komplett (a-c); die Nebensporen sind dicht zusammengefügt und grenzen gelegentlich gar nicht mehr an die Hauptsporen; ihre Wand ist durchgehend einschichtig (c, d), die Hauptsporenwand dagegen zweischichtig (e, f: W1. W2); die innere, breitere Wandschicht (W1) geht fließend in die äußere Schicht (W2) über; diese schließt mit einem schmalen, dunklen Streifen ab (f: heller Pfeil); zwischen den Sporen befindet sich eine amorphe Kittsubstanz (f: Doppelpfeil); auch die Hauptsporen und Nebensporen grenzen lückenlos aneinander (g).

Wirtsgewebe umgebenen Mycel kann es vorkommen, daß das verwendete Fixierungsmittel schlecht in die Hyphen eindringt. Ungenügend fixierte Zellwände sehen weiß aus (Abb. 145b: helle Pfeile). Stets sind aber die Zellwände des haustorialen Teils einer Hyphe auch dann gut fixiert, wenn der unmittelbar daneben liegende extra- bzw. interzellulare Teil schlecht fixiert ist (Abb. 145b: dunkle Pfeile). Das könnte auf veränderte Permeabilitätseigenschaften der Haustorienwand hinweisen.

Beim ersten Kontakt von Hyphen- und Wirtszellwand (Abb. 145f: HZW, WZW) bildet sich die Penetrationsmatrix, die die Konturen der hyphalen Zellwand verwischt und die der Wirtszelle infiltriert. Möglicherweise wird die entsprechende Substanz zwar im gegenseitigen Kontakt, aber doch gesondert von Wirts- und Parasitenzelle abgegeben. Denn ein schmaler, jedoch deutlich sichtbarer Spalt zieht sich in der Mitte durch die bezeichnete Schicht (Abb. 145f: Pfeile). Diese Schicht geht bei heranwachsenden Haustorien nahtlos in die extrahaustoriale Matrix über (Abb. 145g: ehM). Sie befindet sich stets außerhalb des Plasmalemmas von Wirtszelle und Hyphe bzw., wenn vorhanden, außerhalb beider Zellwände. Der direkte Kontakt zwischen Hyphen- und Wirtscytoplasma wird so verhindert. Die extrahaustoriale Matrix ist oftmals undifferenziert (Abb. 145h) und tritt dann als eine diffuse Schicht auf, die im peripheren Bereich etwas aufgelockert ist. In der Regel kann jedoch zwischen einer einheitlich aussehenden Matrix, die sich in Nähe der Hyphenwand befindet (Abb. 145i: dunkle Pfeile) und einer Bläschen sezernierenden Schicht unterschieden werden (Abb. 145i: helle Pfeile, B). Diese ist stets der Wirtszellwand oder dem Wirtsplasmalemma zugewandt. Vereinzelt ist die Cytoplasmamembran stark aufgewölbt. In schräg gelegten Schnitten kommt am besten zum Ausdruck, daß die Wirtszellwand das Haustorium nicht nur im basalen Teil vollständig umgibt (Abb. 145k). Die Dicke der Wirtszellwand mag vielleicht mit dem Vitalzustand der parasitierten Zelle in irgendeiner Weise zusammenhängen: sie ist hier relativ groß, entsprechend sind die Chloroplasten noch ganz intakt (Abb. 145k: Chl). Für Ur. agropyri allein scheint im Haustorienbereich zuzutreffen, daß in der haustorialen Zellwand bzw. zwischen ihr und dessen Plasmalemma elektronendichte Einschlüsse zu finden sind (Abb. 1451: HZW, Pl, E; vgl hierzu auch Abb. 145g, h, k). Obwohl diese Einschlüsse die gleiche Elektronendichte wie die extrahaustoriale Matrix aufweisen, stehen sie doch mit dieser in keinem nachweisbaren Zusammenhang.

Septenporus (Abb. 146)

Die Hyphenquerwände sind bei Ur. agropyri sehr ungleich ausdifferenziert. Die feinstrukturelle Gliederung in Mittellamelle, flankiert von Zellwandschichten, bleibt jedoch durchgehend gleich (Abb. 146a, b, c). Es kommt aber oft vor, daß eine der Zellwandschichten aufgewölbt ist (Abb. 146a) oder beide (Abb. 146b) oder die Aufwölbung in sich nochmals gegliedert ist (Abb. 146c). Stets bleibt aber ein Porus sichtbar (Abb. 146a-d stellen keine medianen Schnitte dar). Die unter Abb. 146d wiedergegebene Aufnahme einer Hyphenquerwand dürfte mit der dezentral gelegenen Aufwölbung (Pfeil) eher ein Pseudoseptum darstellen, das nachträglich zu einem 'echten' Septum geschlossen worden ist. Bei aller Variabilität der Hyphenquerwände ist aber der folgende als der normale Septentyp zu betrachten (Abb. 146e, f). Die Hyphenquerwände sind in ihrer Ausdehnung annähernd gleich breit. An ihrem distalen Ende bilden sie einen kleinen Vorsprung (Abb. 146e) oder fallen gerade ab (Abb. 146f). Der Porenkanal wird von zwei dunklen "Membranen" verschlossen. Diese setzen am Porenrand und tief im Porenkanal an (Abb. 146f). Sie wölben sich nicht über die Öffnung hinweg oder ragen in die Zelle hinein. Die über dem Porus verlaufende Zellwandschicht rührt von einem leicht schräg geführten Schnitt her (Abb. 146e)

Abb. 146: Urocystis agropyri - Septenporus. Bei nicht median geführten Schnitten (a-d) erweisen sich die Hyphenquerwände als sehr unterschiedlich ausdifferenziert; d: möglicherweise liegt hier ein Pseudoseptum vor, das nachträglich geschlossen wurde; e, f: Medianschnitte zeigen ein konstant breit bleibendes Septum, das einen fast geraden Porusrand bildet; in den Poruskanal eingesenkt und am Porusrand ansetzend sind zwei einfache "Membranen".

(Die Abbildung befindet sich auf der nächsten Seite oben).

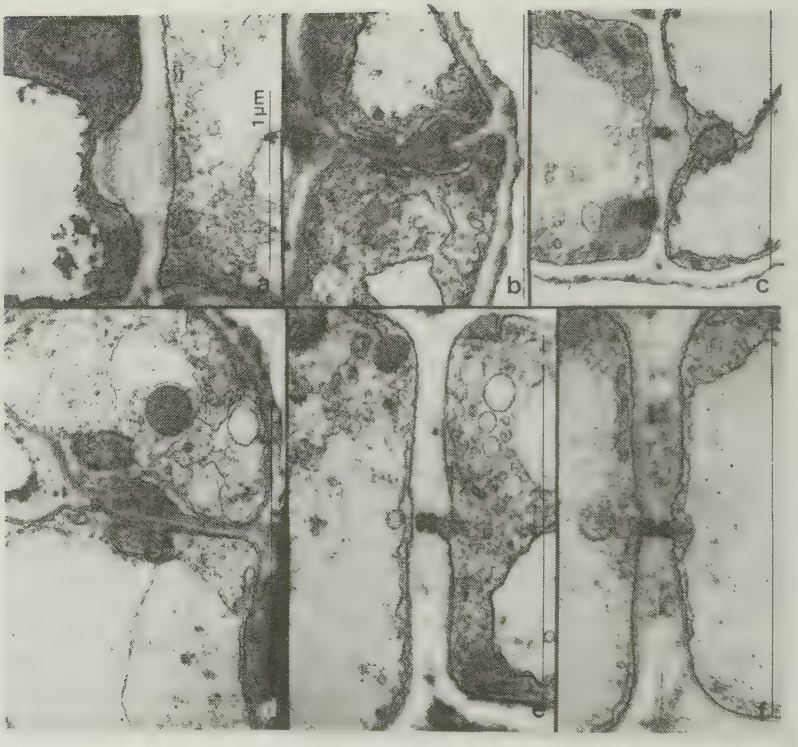
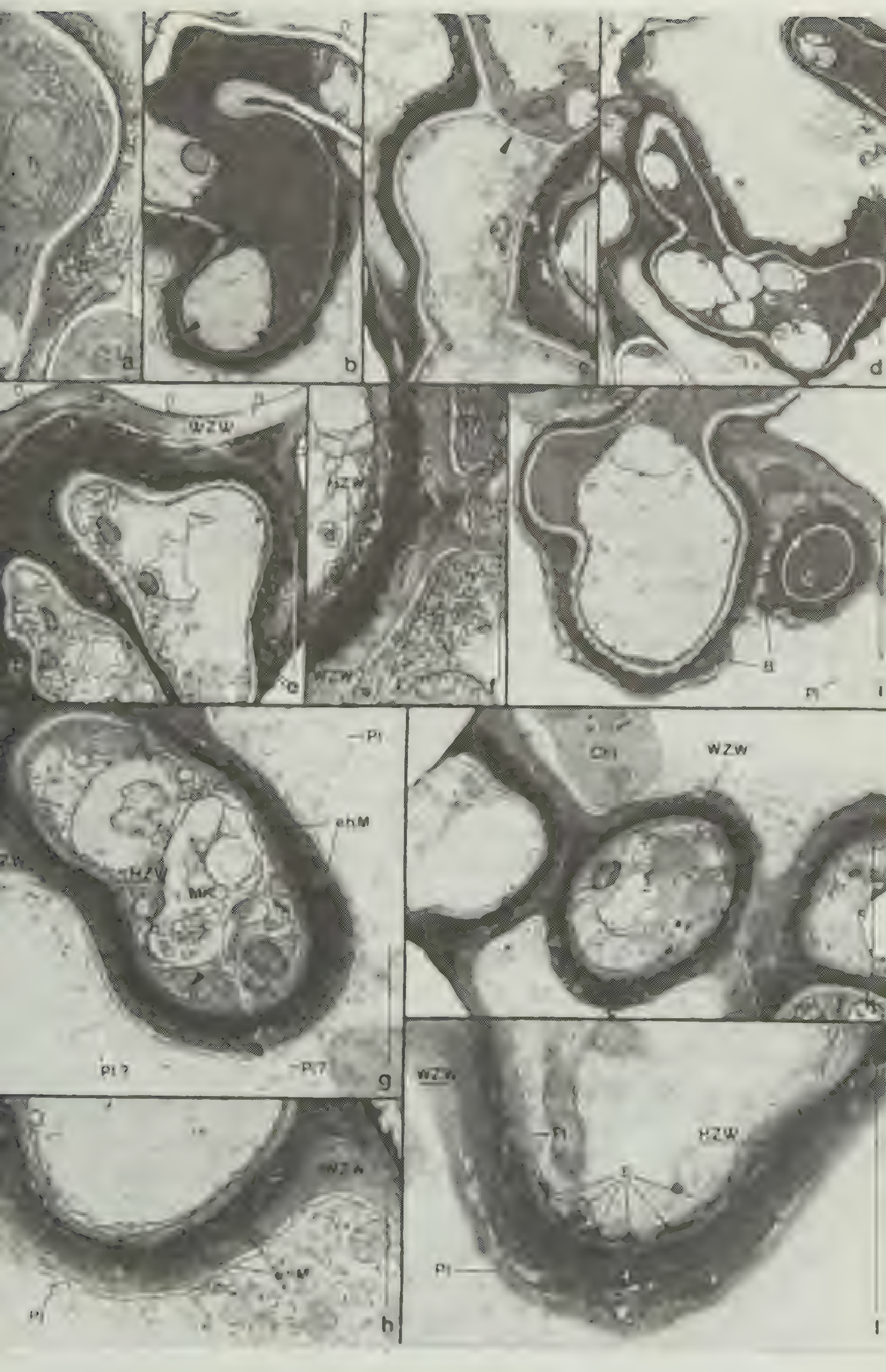


Abb. 145 (S. 227): Urocystis agropyri - Haustorienbildung. Die dikaryotischen Hyphen (a) dringen mit der ganzen Breite in die Zellen ein (b, f-i), gelegentlich sind sie an der Durchtrittsstelle leicht verengt oder im intrazellularen Teil septiert (c); d, e: die traubenförmigen Haustorien füllen oftmals eine Zelle ganz aus; f: eine beim Kontakt von Hyphen- und Wirtszellwand gebildete Penetrationsmatrix infiltriert die Zellwand des Wirtes , löst sie auf und setzt sich intrazellular modifiziert in der extrahaustorialen Matrix fort (g-l); diese ist aus einer diffusen Schicht aufgebaut (g, h, k, l), seltener ist die Abgliederung von Bläschen erkennbar (i); l: hier befinden sich in der Hyphenzellwand Einlagerungen, die die gleiche Konsistenz haben wie die extrahaustoriale Matrix; das Haustorium ist immer vom Plasmalemma der Wirtszelle (a, b, i) und gelegentlich auch von einer Wirtszellwand umgeben (g, h, k, l).



a
b
c
d
WZW
HZW
e
f
8
Pl
i
Pl
ehM
HZW
MK
Pl ?
Pl ?
g
Chl
WZW
WZW
Pl
HZW
Pl
WZW
Pl
h

IV DISKUSSION

Die Nebenfruchtform von Thecaphora seminis-convolvuli und der untersuchten Ginanniella-Arten

Die Nebenfruchtform von Thec. sem.-conv. wurde wie viele andere ursprünglich nicht im Zusammenhang mit der Sporengeneration gesehen und erhielt daher einen eigenen Namen. So wurde sie 1898 von OUDEMANS als Gloeosporium antherarum beschrieben und erst 1962 von ELLIS als zu Thec. sem.-conv. gehörend publiziert. Die Heterostylie von Convolvulus arvensis, dem Wirt dieses Brandpilzes, war um die Jahrhundertwende noch nicht allgemein bekannt. Verschiedentlich wurde daher ein Zusammenhang zwischen dem Auftreten kurzgriffliger Formen und dem Befall durch den Pilz gesehen. SCHILBERSZKY (1895a, 1895b:344) schreibt:" In makrandrischen Blüten konnten diese Konidien niemals aufgefunden werden, als klarster Beweis dessen, daß nur eine Infektion des in Rede stehenden Brandpilzes die Reduktion der Corolle und der Staubblätter hervorgerufen hat." In einem anderen Aufsatz (1895c) geht er näher auf die Konidienform in diesen Blüten ein. Auch BURGENSTEIN (1889) berichtet von erkrankten Pflanzen, die merkbar kleiner und blasser als gesunde sind und deren Antheren fast sitzend, angeschwollen und weißlich-schmutzig sind. Andere Pflanzensystematiker beschreiben "kranke" Plfanzen als eine neue Art: Convolvulus arvensis var. micrantha (BEGUINOT 1897) oder Conv. arvensis parviflorus (BECKHAUS 1886). Als Folgen des Befalls konstatierte BURGENSTEIN nicht nur das Fehlen der Stamina, sondern darüberhinaus eine "Verflüssigung" der Antheren. Auch OUDEMANS (1898) berichtet in diesem Zusammenhang von verkürzten Staubfäden sowie von einer Verringerung der ausgebildeten Pollenkörner.

Mit der Keimungsgeschichte der Konidiengeneration von Thec. sem.-conv. haben sich vor allem HENDERSON (1956) und BRETT (1966) beschäftigt. Jedoch werden die Ergebnisse von BRETT hier nicht zum Vergleich herangezogen, da sie selbst nicht ausschließt, daß in ihren Belegen eventuell (1966:536) "more than one budding smut may be present on this host". Hervorzuheben bleibt allerdings, daß der genannten Autorin die Infektion einer Pflanze durch Übertragen von Konidien auf die Narbe einer Wirtspflanze gelang. Nach HENDERSON (1956) ist bei Thec. deformans auf Lathyrus pratensis die Konidienproduktion auf die

Antheren beschränkt und greift sekundär auf die Filamente über. Gebildet werden die Konidien an schnallenführendem Mycel. Die einkernigen Konidien gehen in situ zur Bildung anderer schmälerer über. Gelegentlich werden sie nach HENDERSON in Ketten produziert. Auf Objektträgerkulturen sind Fusionen zwischen den Keimschläuchen der ausgekeimten Konidien zu beobachten. In der Folge tritt ein von HENDERSON so bezeichneter zweiter Myceltyp auf, dessen Hyphen dikaryotisch sind. Als Charakteristikum für diese Hyphen führt HENDERSON (1956:133) an: "A few perfect clamp connections have been observed on it but most are imperfectly formed". Seinen Angaben zufolge ist der Konidienbildungsmodus, wie ihn BREFELD (1883:Taf. XI) für die gleiche Art beschrieb, der Sporidienproduktion bei keimenden Sporen durchaus vergleichbar.

Die eigenen Untersuchungen ergaben, daß die mehr oder weniger ovalen Konidien - auch als Primärkonidien bezeichnet - in situ tatsächlich anders geformte, längliche und schmale Konidien , die Sekundärkonidien, bilden. Allerdings geschieht dies nur in begrenztem Umfang. Möglicherweise wollte HENDERSON mit der Einschränkung "under favorable conditions" das gleiche andeuten.

Eine Infektion mit Konidien via Griffel oder Narbe, wie es BRETT (1966) für Thec. deformans nachweisen konnte, kann nicht ausgeschlossen werden, obwohl Untersuchungen in dieser Richtung (vgl. Abb. 21 und Legende) negativ waren. Es ist vorstellbar, daß blütenbesuchende Insekten Konidien auf die Narben anderer Blüten übertragen (PLOWRIGHT 1881:5; MASSALONGO 1896:13), und diese dort auskeimen. Der Brandbefall würde in der nächsten Generation zu Tage treten.

Nach den in vitro aufgefundenen Stadien sieht die Keimung der Primärkonidien folgendermaßen aus (Abb. 147): die (ein- oder) zweikernigen Konidien (Abb. 147a1, a2) bilden meist an einem Pol einen Keimschlauch (Abb. 147b1, b2), weniger häufig geschieht dies an beiden Polen (Abb. 147b3). Die Keimschläuche sind in den Entstehungsstadien entsprechend mono- oder dikaryotisch. Auch bei bipolarer Auskeimung einer Konidie trennt sich das Dikaryon beim Einwandern in die Keimhyphe nicht (Abb. 147c3). Im Normalfall entstehen zweikernige Hyphen (Abb. 147c2, f2). Mit zunehmender Länge werden sie septiert, wobei nicht nur Rückzugssepten gebildet werden. Dabei muß es zu einer Aufspaltung des Dikaryons kommen, denn über Brückenbildung können Konidien direkt mit einer Zelle des von ihnen gebildeten Keimschlauches kopulieren (Abb. 147e1) oder die Zellen desselben Keimschlauches untereinander (Abb. 147e2). Es dürfte unwahrscheinlich sein, daß auf diese Weise zwei sexuell gleich-differenzierte Kerne über Fusionsbrücken miteinander in Verbindung treten. Das wäre dann der Fall, wenn man annimmt, daß sich der Kern einer monokaryotischen Keimhyphe teilte

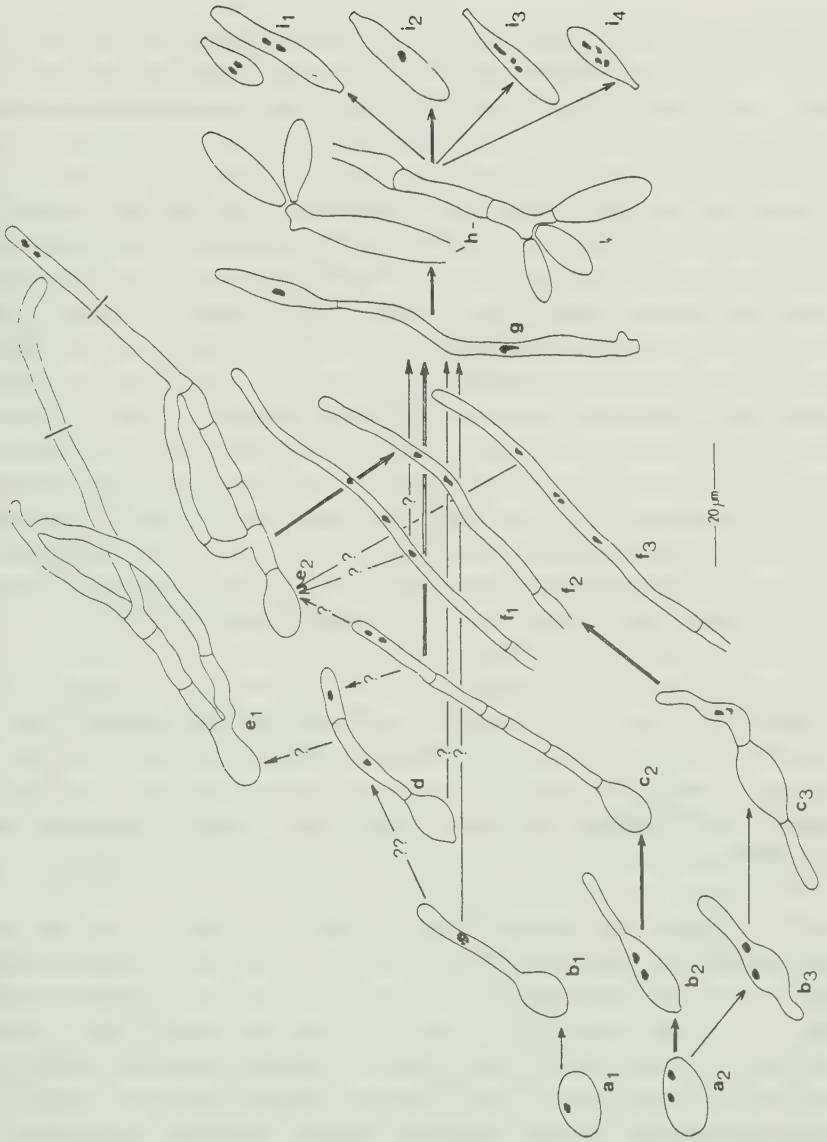


Abb. 147: Thecaphora seminis-convolvuli - Keimung der (Primär-) Konidien unter Bildung einer Sekundärkonidiengeneration.

(etwa Abb. 147b1), diese Kerne durch ein Septum getrennt würden (Abb. 147d), um dann wieder über Kopulationsbrücken ein Dikaryon zu bilden. Daß sich die Kerne eines Dikaryons trennen können, um dann über Kopulationsbrücken wieder miteinander in Verbindung zu treten, ist von Christiansenia pallida bekannt (OBERWINKLER & al. 1984).
In aller Regel sind nach den ersten Keimungsstadien dikaryotische Hyphenzellen entstanden (Abb. 147f2), seltener drei- (Abb. 147f1) oder vierkernige (Abb. 147f3). Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß drei- oder vierkernige Hyphen bereits Weiterentwicklungsstadien der dikaryotischen Hyphen darstellen. Beim Auftreten der Sekundärkonidiengeneration in vitro muß erneut eine Trennung der Kerne stattfinden, wie es für einen Fall in Abb. 147g dargestellt ist. An den Hyphen werden in großen Mengen und am gleichen Absatz zu mehreren meist längliche Konidien abgeschnürt (Abb. 147i1-i4). Wie auch aus Abb. 14 zu ersehen, sind sie überwiegend einkernig (Abb. 147i2). Die unterschiedlichen karyologischen Verhältnisse der Sekundärkonidien lassen zwei Schlüsse zu: entweder ist die Kernzahl generell wenig stark fixiert oder die Konidien entwickeln sich unter Ablauf von Kernteilungen sofort weiter. Jedenfalls treten zwei-, drei- und vierkernige Sekundärkonidien auf (Abb. 147i1, i3, i4).

Eine Aufspaltung der Dikaryophase ist bei Arten anderer Brandpilzgruppen nicht unbekannt. So konnte SEYFERT (1927) den Übergang des zweikernigen Mycels in haploide Konidien an Ustilago vuijckii aufzeigen. Nach STEMPELL (1935) ist die vegetative Aufspaltung der Paarkernphase in Form der Suchfäden eine bei den Ustilagineen verbreitete Erscheinung, die in Kultur immer zu beobachten ist. Laut STEMPELL (1935) kommt bei einzelnen Ustilago-Arten diese Aufspaltung auch in der Natur vor.
Von den untersuchten Arten besitzen außer Thecaphora seminis-convolvuli auch noch Ginanniella primulicola und Ginanniella trientalis eine Nebenfruchtform. Über die Konidiengeneration von Gin. trientalis liegen nur wenige Untersuchungen vor. In einer Arbeit von STEMPELL (1935), in der sich der Autor vorrangig mit Entyloma-Arten beschäftigt hat, findet sich im Diskussionsteil eine Notiz, laut der Gin. trientalis in Kultur hefeartig sprossende Konidien bildet, die äußerst intensiv schleudern. Eine zweite ausführliche Arbeit stammt von WORONIN aus dem Jahre 1882. Seinen Angaben zufolge keimen die birnenförmigen Konidien mittels unterschiedlich langer Keimschläuche aus, die apikal mehrmals hintereinander Konidien abschnüren können. Sie sind der Ausgangsform morphologisch gleich, werden aber von WORONIN dennoch als "secundäre Konidien" be-

zeichnet. Offensichtlich stagnierte dann das Wachstum der Keimschläuche, denen als Substrat lediglich ein Wassertropfen zur Verfügung stand.

Ebenfalls wenig Untersuchungen liegen über die Nebenfruchtform von Gin. primulicola vor. Sie kann leicht übersehen werden (aus Abb. 30 ersichtlich) und wurde daher auch oft nicht in Zusammenhang mit der Sporengeneration erwähnt (MAGNUS 1879, BREFELD 1895:180f.). Erstmals ausführlich wurde sie von KÜHN (1882) unter der Bezeichnung Paipalopsis irmischiae beschrieben. Daß KÜHN Konidien als Sporen bezeichnet, ist ein von ihm selbst aufgeklärter Irrtum (KÜHN 1892). Er spricht in seiner Arbeit sowohl kopulierende Konidien ('Doppelsporen') als auch eine zweite Art von Konidien an, bei denen es sich vermutlich um die hier als Sekundärkonidien bezeichnete Form handelt. Doch bringt KÜHN diese Konidien nie in Verbindung mit 'Doppelsporen', also mit kopulierenden Konidien. Denn daß es sich hierbei meist um kopulierende Konidien handelt, wies erstmals WILSON (1915) nach.

Die Keimung der Konidien von Gin. primulicola wurde bereits von NAGLER & OBERWINKLER (1984) dargelegt. Anhand der aus dieser Arbeit entnommenen Tafel soll der Keimungsablauf noch einmal kurz rekapituliert werden.

Der reguläre Entwicklungsgang beginnt mit der Kopulation einkerniger Konidien (Abb. 148: 1, 2, 3). Nach Kern- und Plasmawanderung von einer Konidie in die andere entsteht ein dikaryotischer Keimschlauch (Abb. 148: 4, 5). Dieser kann unter Veränderung seiner Morphologie im apikalen Bereich Sekundärkonidien abgliedern (Abb. 148: 6). Länglich, basal verjüngt und apikal verdickt, sind diese in jungen Stadien meist zweikernig. Die Sekundärkonidien durchlaufen eine eigene Entwicklung. Ihre Kerne teilen sich und es werden Septen eingezogen (Abb. 148: 8, 9). Das Resultat ist eine dreizellige und insgesamt vierkernige Konidie (Abb. 148: 10). Deren einkernige Zellen kopulieren nun in der unter 11 bis 13 (Abb. 148) dargestellten Weise. Somit wird wieder die Dikaryophase initiiert. Folgerichtig zeigt die mittlere, bereits dikaryotische Zelle einer Sekundärkonidie (Abb. 148: 9, 10) auch niemals Kopulationsbestrebungen, sondern wächst unmittelbar mit einer Hyphe aus (Abb. 148: 14).

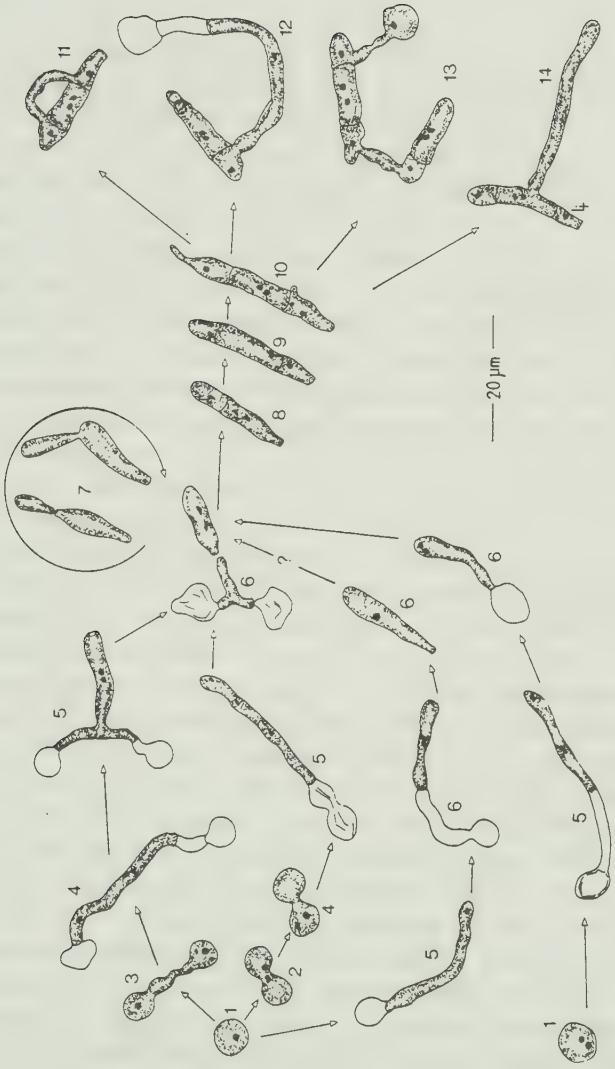
Vermutlich können auch direkt von auskeimenden, zweikernigen Primärkonidien dikaryotische Sekundärkonidien gebildet werden (Abb. 148: 1a, 5b, 6c). Auch einkernige Primärkonidien gliedern an der Spitze ihrer Keimschläuche direkt 'morphologische 'Sekundärkonidien ab (Abb. 148: 5a, 6a). Sie sind einkernig (Abb. 148: 6b); es ist aber durchaus nicht sicher, ob sie auch in ihrem physiologischen Verhalten den vorab zweikernigen Sekundärkonidien entsprechen (Abb. 148: durch das Fragezeichen zwischen 6b und 6 angedeutet).

Es wurde erwähnt, daß die zweite Konidiengeneration vermutlich in dieser ausgeprägten Form nur in vitro ausgebildet wird. Für Arten anderer tilletialer Gattungen ist dagegen das Auftreten zweier Konidiengenerationen in der Natur hinreichend bekannt; z. B. für Arten der Gattung Entyloma (KAISER 1936, HANNA 1938).

Der komplizierte Keimungszyklus der Konidien bei Gin. primulicola läßt sich kaum mit dem von Gin. trientalis bekannten vergleichen. Die über 100 Jahre zurückliegenden, sorgfältig ausgeführten Keimungsversuche von WORONIN sind nur mit Vorbehalt für einen direkten Vergleich geeignet. Bei Verwendung von Nährmedien würden entsprechende Versuche wahrscheinlich komplizierter ablaufen. Eine Andeutung STEMPELLs (1935), daß die Konidien von Gin. trientalis in vitro Schleuderhefen bilden, unterstreicht diese Vermutung. STEMPELLs Angaben haben bis jetzt in der Fachliteratur allerdings keine Bestätigung gefunden und sind daher nur mit Vorsicht zu werten. Festzuhalten bleibt, daß das komplizierte Befallsbild von Gin. primulicola wenig gemeinsam hat mit dem von Gin. trientalis. Das konidienbildende Mycel geht hier fast an Ort und Stelle zur Sporenbildung über und ist somit am ehesten den Verhältnissen bei Entyloma-Arten vergleichbar. Gin. primulicola weist dagegen Übereinstimmungen mit Thec. sem.-conv. auf, wenngleich auch hier ein zwar kleiner, jedoch wichtiger Unterschied besteht. Einmal werden die Konidien an den Filamenten von Primula veris (Gin. primulicola), ein andermal an den Antheren von Convolvulus arvensis gebildet (Thec. sem.-conv.). Der jeweils andere Teil wird beides Mal nur zu einem sehr geringen Teil befallen.

Bei Thecaphora seminis-convolvuli wie bei Ginanniella primulicola werden zwei verschiedene Koidientypen ausgebildet. Dieses Phänomen ist bei Brandpilzen nicht unbekannt. So sind gerade zwei morphologisch sich nicht gleichende Konidienarten für Vertreter der Gattung Entyloma kennzeichnend. Hier und bei Arten der Gattung Tilletia werden sie in markanter Sichelform ausgebildet.

Literaturangaben zufolge (STEMPELL 1935, HANNA 1938) werden die Konidien bei Entyloma-Arten aktiv abgeschleudert, ebenso bei Tilletiaria anomala (BANDONI & JOHRI 1972). Die letztgenannte Art besitzt außer aktiv sich abeschleudernden Mycelkonidien auch noch Basidiosporen mit diesen Eigenschaften. Gin. trientalis hat nun - so STEMPELL 1935 - mit Entyloma und Tilletia die aktiv abgeschleuderten Mycelkonidien gemeinsam. Mycelkonidien wiederum - aber ohne Schleudermechanismus - konnten THIRUMALACHAR & DICKSON (1948, 1949) für Ur. agropyri nachweisen. Statt dieser bildet eine weitere, nahe verwandete Art, nämlich Ur. galanthi, in Kultur lediglich leicht fragmentierende Hyphen aus.



bb. 148: Ginanniella primulicola - Keimung der Primärkonidien unter Bildung iner Sekundärkonidiengeneration.

Kann nun eine Nebenfruchtform zusammen mit ihrem spezifischen Befallsbild als generisches Merkmal gewertet werden? KÜHN (1882, 1892), LIRO (1922), ULBRICH (1940) und teilweise WILSON (1915) weisen diese Möglichkeit zurück. Die konträre Auffassung wird von WORONIN (1882) und CIFERRI (1938) vertreten.

Der biologische Wert und Vorteil eines Parasiten mit einem oft sehr engen Wirtsspektrum, der eine Nebenfruchtform ausbildet, liegt auf der Hand. Für ein Überleben wichtige oder fördernde Eigenschaften schaffen, über größere Zeiträume gesehen, evolutive Vorteile und werden somit eher beibehalten. Zu diesem Punkt vermerkt SAVILE (1968a: 670): "The initiation of conidia in all classes of fungi emphasizes their adaptive value. They serve as agents for dispersal, population increase, and the bringing together of compatible haploid mycelia. Their repeated evolution in fungi whose perfect states had restricted mobility was almost inevitable." Es verwundert daher nicht, daß Konidiengenerationen in vielen Brandpilzgruppen ausgebildet werden. Sie kommen neben der Hauptfruchtform vor bei Arten der Gattung Anthracoidea, Cintractia, Doassansia, Entyloma, Tracya und Ustilago (ZAMBETTAKIS 1970, BRETT 1966).

Nebenfruchtformen dürften bereits in phylogenetisch alten Brandpilzgruppen aufgetreten sein; zumindest sind sie in manchen Gattungen verbreitet, die mehrere ursprungliche Merkmale aufweisen. Als Beispiel könnte hier die Gattung Entyloma DE BARY angeführt werden. Als ein ursprüngliches Merkmal dieser Gruppe nennt HOLM (1961) das Wirtsspektrum. Unspezifisch und damit ursprünglich ist darüberhinaus bei den meisten Arten die Befallsweise. Des weiteren haben STEMPELL (1935) und HANNA (1938) nachgewiesen, daß bei Entyloma-Arten die Mycelkonidien aktiv abgeschleudert werden. Auch dieses Merkmal wird von vielen Autoren als nicht abgeleitet gewertet. HANNA (l.c.) konnte zudem aufzeigen, daß Nebenfruchtformen sehr wohl Verwandtschaftsverhältnisse zwischen Brandpilzgruppen anzeigen können. Vielleicht könnte das auch ein Hinweis darauf sein, daß es sich zumindest bei den Arten der Gattung Ginanniella sensu CIFERRI nicht um eine stark abgeleitete Gruppe handelt.

Es gibt meines Wissens keine natürlich ab- und eingrenzbare Gruppe von Brandpilzen, bei der die gesamte Artenzahl eine makroskopisch in Erscheinung tretende Nebenfruchtform aufwiese. So wie es generell sehr unwahrscheinlich sein dürfte, ein Kriterium für die Ausschlüsselung einer Gattung zu finden, derart, daß jede zur Gattung gehörende Art dieses Merkmal besäße (vgl. CAIN 1972). So ist es auch bei den hier untersuchten Arten nur ein gewisser Prozentsatz, der eine makroskopisch sichtbare Nebenfruchtform ausbildet, auch wenn man berücksichtigt, daß viele Konidiengenerationen vermutlich noch gar nicht entdeckt

sind. Anders gesehen, ist es auch denkbar, daß eine einmal vorhandene Nebenfruchtform im Laufe der Phylogenie verloren ging und nur noch in vitro auftritt als eine Art 'Rückerinnerung' an ursprüngliche Zustände - gemäß der HAECKELschen Regel, nach der die Ontogenie eine Art Rekapitulation der Phylogenie sein kann. Faßt man Urocystis RBH. und Ginanniella CIF. zu einer Gruppe zusammen, was aufgrund der dargelegten Ergebnisse naheliegt, dann könnte ein solcher Fall bei Urocystis agropyri vorliegen. THIRUMALACHAR (1949) hat für diese Art in vitro eine Konidiengeneration nachgewiesen.

In den Kulturen der in dieser Arbeit untersuchten Art, Ur. galanthi, konnte die Bildung von Konidien nicht beobachtet werden. Dafür bildeten sich leicht fragmentierende Hyphen. Die Hyphenfragmente (=Arthrokonidien) keimten nach der Trennung wieder aus. Da Urocystis-Arten oft nur schwer zur Keimung zu bringen sind und zudem ihre Kultivierung mit Schwierigkeiten verbunden ist, fehlen vergleichende und repräsentative Untersuchungen in dieser Beziehung weitgehend.

Das Mycel der Brandpilze

Die Ustilaginales und Tilletiales (sensu OBERWINKLER 1977) werden aufgrund ihrer markanten Befallsbilder als Brandpilze zusammengefaßt. Im Stadium der Fruktifikation bilden sie braune bis schwarze, wie verbrannt aussehende Flekken, Pusteln oder Streifen an den verschiedensten Stellen ihrer Wirte. Die Ontogeniestadien davor laufen vorwiegend im Wirtsgewebe ab: Brandpilze sind parasitische Vertreter der Heterobasidiomyceten. Ihre zumeist interzellular wachsenden Hyphen - intrazellulare Strukturen werden in diesem Abschnitt ausgeklammert - sind nahezu bis zur Sporenreife durch das Gewebe des befallenen Organismus geschützt. Zu keinem Zeitpunkt bilden sie Fruchtkörper i. S. einer eigenständigen Exomorphologie aus. Die Art der Ausdifferenzierung von Hyphensystemen läßt auf ihre Funktion rückschließen, z. B. Überdauerungsfähigkeit, Stabilitätserhaltung etc. Sind derlei Anforderungen an einen Organismus nicht gestellt, müßte sich dies in einer entsprechenden Hyphenmorphologie manifestieren. Dies trifft für die untersuchten Vertreter der Ustilaginales und Tilletiales zu. Vom Wirtsgewebe eingeschlossen, erfüllen während der Ontogenie des Brandpilzes alle Hyphen die gleiche Aufgabe; zu keinem Zeitpunkt lassen sich mehrere Hyphenarten unterscheiden.

Vor der Sporenbildung sind die Hyphen stets dünnwandig und nahezu gleich breit. Eher einen zarten Eindruck vermittelnd, können sie bei Ur. anemones doch sehr kräftig werden und einen Durchmesser bis zu ca. 5,5 µm erreichen. Die Hyphen sind reichlich septiert und ebenso verzweigt, so daß sich bald ein dichtes Geflecht entwickelt, das im entsprechenden Bereich den interzellularen Raum ausfüllt bzw. in späten Stadien die Zellen des Gewebes auseinanderdrängt. Neben gelegentlicher Anastomosenbildung sind es vor allem zwei Strukturen, die auffallen: 1. Pseudosepten und 2. Pseudoschnallen.

Pseudosepten

Sind sie vorübergehende Erscheinungen oder stabile Gebilde? Welche Funktion erfüllen sie und wo treten sie noch auf?

Eine der frühesten Bemerkungen über Pseudosepten ("pseudo-septa") stammt von BARRETT (1912). Bei einer Untersuchung über Blastocladia strangulata (Saprolegniaceae) schreibt der Autor (l.c.p. 356): "In the older parts of the plant they reach their most perfect development, and then only incompletely separate the protoplasm of the adjacent segments. ... They are first seen as separate

processes or thickenings protruding inwardly from the wall at the constrictions. ... They permit a free interchange of the protoplasm, and only under conditions of injury to the hypha do they entirely close the lumen." Den Zeichnungen von BARRETT zufolge (Plate XVIII + Leg., Fig. 18 -21) werden pro Peudo-Querwand mehrere voneinander unabhängige Pseudosepten angelegt.

JEHRSIELD & al. (1967) wiesen nach, daß Schizophyllum commune einen Doliporus mit Parenthesom besitzt. Auf S. 30 dieses Artikels wird jedoch daraufhingewiesen, daß Septen ebenso häufig vorkommen, die sich nur bis zur Hälfte oder bis zu dreiviertel in das Lumen einer Hyphe hinein erstrecken.

LEHFELDT (1923) beobachtete an Typhula erythropus, daß die Septen dort während der Kernwanderung zu 3/4 oder bis zur Hälfte reduziert werden. Aufgrund dieser Arbeit und der eigenen Untersuchungen kommen JERSIELD & al. (1967) zu dem Schluß, daß "partial septa" bei Sch. commune durch Auflösung ehemals kompletter Septen zustande kommen könnten.

Bei Rostpilzen scheint das Auftreten von Pseudosepten verbreitet zu sein. Über die Art und Weise ihrer Entstehung schreibt BRACKER (1967:354): "Pseudosepta and partial septa in Puccinia spp. are thought to be formed by infolding of lateral walls and septal breakdown resp., leaving large openings between cells. Organelles are easily transported through these apertures." RIJKENBERG & TRUTER (1975) haben bei der Untersuchung junger Aecidienanlagen von Puccinia sorghi festgestellt, daß an der Basis dieser Anlagen vielkernige Zellen auftreten. In vielen solcher Zellen kommen Reste von Septen ("remnants of septa") vor. Diese Art von Septen werden von den Autoren als "infolded walls" bezeichnet. Indirekt kommt an anderer Stelle zum Ausdruck, daß derartige Septen durch Degeneration einer kompletten Querwand vom Porus ausgehend zustande kommen. Ähnliche Verhältnisse fand MOORE (1963) bei Aecidienanlagen von Puccinia podophylli vor. Er beschreibt sie als "incomplete transverse walls", von denen einige lediglich durch Semi-Invagination entstehen würden. EHRLICH & al. (1968) weisen bei Puccinia graminis und Puccinia recondita ebenfalls auf das Vorkommen von Pseudosepten hin. Sie entstehen dort offensichtlich durch ein- oder beidseitige Invagination der Hyphenwand oder dadurch, daß generell nur auf einer Seite Zellwandbildung erfolgt. Die massive Öffnung zwischen benachbarten Zellen kann aber auch hier zusätzlich durch teilweisen Abbau eines kompletten Septums zustande kommen. Solche "half-septa" werden expressis verbis den Pseudosepten gegenübergestellt und auf folgende Weise charakterisiert (l.c.p. 1025): "The half-septa can be distinguished by the presence of residual wall and membrane material at the point of breakdown. Often an intact

central pore apparatus also can be found on the half-septa." Kernwanderungen können nach EHRLICH & al. (1968) nur über solche half-septa ablaufen. Ein anderes Differentialmerkmal der Pseudosepten betrifft ihre Kürze und ihre Entstehungsweise durch Einfaltung der Hyphenseitenwand. Die Interpretation der Autoren lautet dahingehend (l.c.p. 1026), daß für das Wandern von Organellen und Kernen extra eben dieser Mechanismus in Form der Pseudosepten erfunden wurde. EHRLICH & al. (1968) sehen Pseudosepten als analoge Strukturen der von MOORE (1963), JERSIELD (1967) und MANOCHA & SHAW (1967) beschriebenen Formen. MANOCHA & SHAW (1967) wiesen auf das Vorkommen unvollständiger Septen in den Keimschläuchen der Uredosporen von Melampsora lini hin. Allerdings drücken sie unmißverständlich aus, daß die entsprechenden Zellen zum Zeitpunkt der Septenbildung bereits dikaryotisch sind. Diese Septen entstehen durch Einstülpung des Plasmalemmas und nachfolgender Bildung der Zellwand. Angaben darüber, ob solche Pseudosepten - die Autoren verwenden dafür keinen eigenen Ausdruck - in den Keimschläuchen der Uredosporen nur vorübergehende Erscheinungen sind und vielleicht ganz geschlossen werden, finden sich bei MANOCHA & SHAW nicht. Für die letztere Annahme spricht jedoch der Textkommentar zu Fig. 12 ihrer Arbeit. Dort ist ein noch junges Septum abgebildet (l.c.p. 1577): " Each daughter cell of the germ tube appeared to be dicaryotic at the time that it was cut off by the formation of a cross wall ...".

Ebenfalls mit Melampsora lini beschäftigten sich LITTLEFIELD & BRACKER (1971). Nach ihren Angaben kommen die von ihnen sogenannten "partial septa" vor allem in Hyphen vor, die an die pseudoparenchymatischen Uredolager-Primordien grenzen oder sich in den Lagern selbst befinden. Sie entstehen durch Invagination der gesamten Hyphenseitenwand, die am Porusrand sich umwendet und wieder zurückwächst. LITTLEFIELD & BRACKER (1971) schließen aus, daß 'partial septa' durch Auflösung von ehemals kompletten Septen entstünden, was am verschiedenen Verlauf der (Mittel) Lamellen zum Ausdruck käme. Weitere Differentialmerkmale sind der größere Porusdurchmesser, das Fehlen eines "plug" sowie die doppelte Dicke dieser Querwände.

LITTELFIELD & HEATH (1979) werten "partial septa, involving and infolding of the longitudinal wall " - eigene Untersuchungen von HEATH - als eigenständigen dritten Septentyp bei den Uredineen auf, neben Typ 1, dem regelmäßigen einfachporigen Septum, und Typ 2, kompletten aber nicht perforierten Querwänden. Charakteristischerweise entstehen diese Septen zentripetal und scheinen durch Ausdehnung und Einstülpung aller Seitenwandschichten zu entstehen; zudem besitzen sie nach LITTLEFIELD & HEATH (1979) einen breiten, oft azentrisch

plazierten Porus, der keinerlei Porusapparat aufweist.
EHRLICH & al. (1968) ziehen auch die Möglichkeit in Betracht, daß Pseudosepten bei gekrümmtem Wachstum der Hyphen eine Art Kompensationsmechanismus durch einseitige Zellwandeinfaltung darstellen können. Daß dies gelegentlich auch bei den hier untersuchten Organismen zutreffen kann, wird nicht ausgeschlossen (vgl. Abb. 71d dieser Arbeit).
Der terminologischen Abgrenzung wegen sei noch eine Arbeit von KHAN & al. (1981b) erwähnt, in der bei Exobasidium-Arten als Pseudosepten vollständige Querwände bezeichnet werden, die lediglich vom üblichen Septentyp abweichen.
Pseudosepten - im allgemeinen Sinne - sind auch bei den Ustilagineen bekannt. Sie wurden dort zunächst als Fusionsbrücken bei Promycelzellen beschrieben; so bei LUTMAN (1910) im Falle von Doassansia deformans. Den Zusammenhang mit der Initiierung der Dikaryophase in jungen Brandlagern wies 1912 RAWITSCHER nach. In jungen Brandlagern von Ustilago maydis, Ust. carbo und Doassansia sagittariae geschieht dies durch teilweise Auflösung der Wände benachbarter Zellen und durch nachfolgenden Kernübertritt. RAWITSCHER illustriert dies an mehreren Beispielen, die hier unter Abb. 149 wiedergegeben sind. Interessant ist hier das mit einem Pfeil bezeichnete Stadium, bei dem die nach der Kopulation entstehende dikaryotische Hyphe nicht im Bereich der Kopulationsbrücke auswächst, sondern eine Verlängerung der distalen Promycelzelle darstellt (Abb.

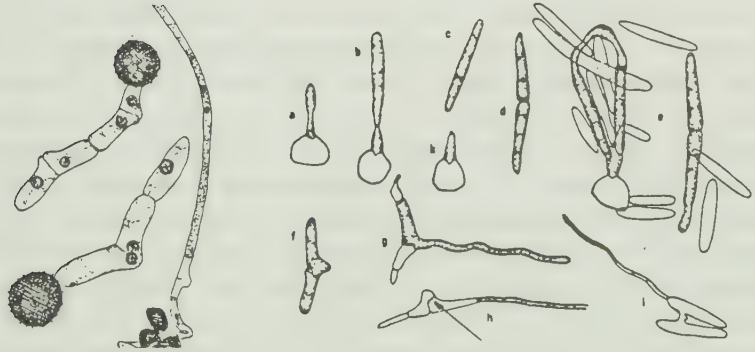


Abb. 149: aus RAWITSCHER 1912:692f. Abb. 150: aus BAUCH 1923:252.

149: Pfeil). RAWITSCHER (1914) selbst bezeichnet später die Kopulationsbrücken bei Ust. carbo als schnallenartige Fortsätze. Andere Bezeichnungen hierfür lauten bei KOLK (1943) "buckle joint" bzw. "knee-joints" bei HIRSCHHORN (1945) oder DURAN (1969). Die gleichen Erscheinungen wies 1923 BAUCH an Primärsporidien von Ustilago longissima nach (seine Abbildungen sind hier unter Abb. 150 wiedergegeben) und bezeichnete sie als Hufeisenkopulationen. Über die Bildung von Suchfäden nach erfolgter Kopulation vermerkt BAUCH (1923:254): "Häufig wird auch am Übergang von Sporidie zu Suchfaden in einer Zelle eine seitliche Wand gebildet, die der leeren Hufeisenbrücke eine auffallende, aber nur äußerliche Ähnlichkeit mit einer Hymenomycetenschnalle verleiht (vgl. Abb. 150:h - Pfeil).

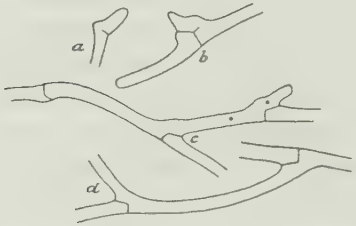


Abb. 16. Ustilago Maydis. Schnallenführendes Myzel aus jungen Brandlagern.

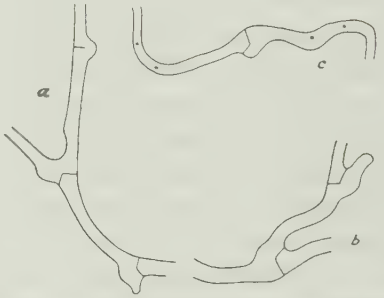


Abb. 20. a und b) Urocystis Anemones. Schnallenmyzel. c) Ustilago grandis. Schnallenmyzel mit Paarkernen.

Abb. 151: aus SEYFERT 1927:592, 596.

Septen, die eine Hyphe nur unvollständig abteilen, lassen sich auch in den Illustrationen von Ustilago maydis und Urocystis anemones bei SEYFERT (1927) finden. Allerdings kommen sie hier im Mycel vor und haben mit der Kopulation von Sporidien direkt nichts mehr zu tun. Für Ust. maydis hat SEYFERT (1927:592) unter Abb. 16a, b (hier unter Abb. 151 wiedergegeben) zwei aufeinanderfolgende Stadien gezeichnet, die er folgendermaßen kommentiert: "Fig. a zeigt eine erst in Bildung begriffene Schnalle, die gerade im Begriff ist, vom Schnallenbuckel ... eine Seitenverzweigung zu treiben." Es ist anzunehmen, daß SEYFERT die Verhältnisse bei Urocystis anemones (Abb. 151b) ähnlich interpretiert hat.

Aus dem Dargelegten wird ersichtlich, daß erstmals bei BAUCH (1923) Kopulationsbrücken in Hufeisenform und Hymenomycetenschnallen aufgrund der ähnlichen Morphologie in Verbindung gebracht werden. Obwohl BAUCH nur auf die täuschende

Ähnlichkeit verweist, muß in der Literatur jener Zeit die strikte Trennung der Begriffe doch verwischt worden sein (vgl. RAWITSCHER 1912:703). Dagegen wendet sich KNIEP (1928). Er weist auf die hufeisenförmige Verbindung zwischen kopulierenden Promycelzellen bei Ustilago-Arten hin und vermerkt dazu in einer Fußnote (l.c.p. 432): "Diese Hufeisenverbindungen werden in der Literatur häufig Schnallen genannt. Äußerlich sehen sie denselben oft täuschend ähnlich (s. Bauch 1923, 252, Fig. 1). Wie ich schon an anderer Stelle hervorgehoben habe (1919, 259), haben sie mit echten Schnallen aber nichts zu tun, so daß die irreführende Bezeichnung aufgegeben werden muß". Zur Klärung der Verhältnisse führt KNIEP (1919) a. a. O. selbst den Begriff 'Hufeisenkopulation' ein. In jüngerer Zeit haben BANDONI & JOHRI (1972) über das Vorkommen gleicher Strukturen bei Tilletia anomala berichtet. Hier geht der Sporenbildung an einem kurzen Hyphenast stets die Bildung eines schnallenähnlichen Auswuchses voraus, der an anderer Stelle als morphologisch und funktionell identisch mit den Fusionsbrücken an Promycelien einiger Ustilago-Arten bezeichnet wird. Karyologische Vorgänge in den schnallenähnlichen Gebilden konnten von den Autoren zwar nicht unmittelbar beobachtet werden, doch besteht kein Zweifel darüber, daß über diese Fusionsbrücken die bei Tilletiaria anomala äußerst kurze Dikaryophase eingeleitet wird.

Nicht unerwähnt bleiben darf im Zusammenhang mit Pseudosepten eine Arbeit von OLIVE (1944) über 'Neue oder seltene Heterobasidiomyceten von North Carolina'. Dort werden für Tremella grandibasidia, Platygloea unispora, Tulasnella bifrons, Trechispora brinkmanii und Gloeotulasnella cystidiocarpa schnallenführende Hyphen angegeben. In den Abbildungen aber werden diese Schnallen in den meisten Fällen als Pseudosepten gezeichnet. Im Falle von Platygloea unispora interpretiert OLIVE sie als Entwicklungsstadien (1944: Plate 4: fig. 1 u. 2) von Schnallen (Plate 4: fig. 3 u. 4). Bei den unzweifelhaft jungen Schnallenstadien, wie sie z. B. unter Tafel 4, Fig. 3 dargestellt sind, sind aber keine Pseudosepten-Stadien eingezeichnet. An anderer Stelle werden sie nicht als Entwicklungsstadien, sondern als 'clamp connection' bezeichnet (OLIVE 1944, Plate 4: fig. 21, Plate 7: fig. 26, 28, 34). Für Gloeotulasnella cystidiocarpa schließlich sind in den Abbildungen (Plate 8: fig. 21) verschiedene Keimungsstadien von Gloecystiden angegeben mit Pseudoseptenbildung. Im Text vermerkt OLIVE (1944:23) dazu: "Gloeocystidial formation accompagnied by conspicuous clamp connections ...". Dadurch, daß OLIVE die in dieser Arbeit als Pseudosepten bezeichneten Strukturen unterschiedlich interpretiert, bleibt auch dort die Frage nach ihrer Funktion unbeantwortet.

Pseudoschnallen

Bei RAWITSCHER (1921), BAUCH (1923) und BANDONI & JOHRI (1972) stehen die Begriffe Hufeisenkopulation bzw. 'fusion bridge' stets in irgendeinem Zusammenhang mit Termini wie 'schnallenartige Fortsätze', 'äußerliche Ähnlichkeit mit Hymenomycetenschnallen' und 'clamp-like structures'. Einzig SEYFERT (1927:592, Abb. 16a, b) bringt die Pseudosepten – der von EHRLICH & al. 1968 geprägte Ausdruck wird in dieser Arbeit übernommen – in direkten Zusammenhang mit Schnallen. Er bezeichnet solche Strukturen als 'in Bildung begriffene Schnallen' (vgl. OLIVE 1944).

Spätestens hier stellt sich die Frage, ob Schnallen bei Brandpilzen s.l. überhaupt vorkommen. Die älteste, hierüber gefundene Angabe findet sich bei PRILLIEUX (1880), wonach alle Ustilagineen Schnallen besitzen. Möglicherweise bei einigen Ustilago-Arten, aber deutlich bei Entyloma nymphaeae hat bereits 1910 LUTMAN an den Hyphen Strukturen eingezeichnet, die eine unverkennbare Ähnlichkeit mit Schnallen aufweisen. LUTMAN selbst ging darauf nicht weiter ein. Da zu jener Zeit der Zusammenhang zwischen Schnallen und Kernverteilung noch nicht bekannt war, muß der fehlende Hinweis nicht eine andere Interpretation bedeuten. Für andere Entyloma-Arten sind jedoch mehrfach Schnallen angegeben: bei DANGEARD (1894) für Entyloma glaucii, von KAISER (1936) für Ent. calendulae und von PAVGI & SINGH (1970) für Ent. thirumalacharii.

LIROs (1924) Auffassung, daß die Schnallen der Brandpilze nicht denen der Hymenomyceten gleich wären, vielmehr Antheridien darstellten, die Oogonien befruchten sollen, begegnet SEYFERT (1927) mit einer ausführlichen Untersuchung "Über Schnallenbildung im Paarkernmycel der Brandpilze". Er kommt besonders durch seine Untersuchungen an Ustilago vuijckii zur Auffassung, daß Schnallenbildung bei Brandpilzen weit verbreitet sei. Diese oft zitierte Arbeit, resp. die dort enthaltenen Abbildungen von Schnallen bei Ust. vuijckii sind hier unter Abb. 152 wiedergegeben.

Schnallenbildung finde – so der Autor weiter – an allen Querwänden statt und sie stimme auch darin mit der der Hymenomyceten überein, daß der kleinere stumpfe Winkel der Schnallenwände stets in der Wachstumsrichtung der Fäden der Hyphen läge. SEYFERT betont, daß Verzweigungen sehr oft von Schnallen ausgingen. Er zählt insgesamt dreizehn Arten auf, an deren Hyphen er Schnallen gefunden hatte: Doassansia sagittariae, Entyloma calendulae, Ent. chrysosplenii, Ent. ranunculi, Tilletia rauwenhoffii, Tuburcinia primulicola (hier nur in geringer Anzahl), Tub. trientalis, Urocystis anemones, Ustilago grandis, Ust. longissima, Ust. maydis, Ust. pustulata und Ust. striaeformis (vgl. Abb. 151).

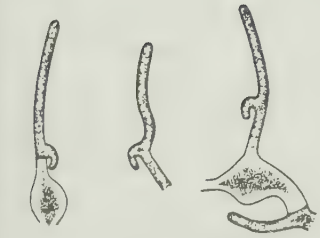


Abb. 4. Ustilago Vuijckii. Junge Schnallenäste.

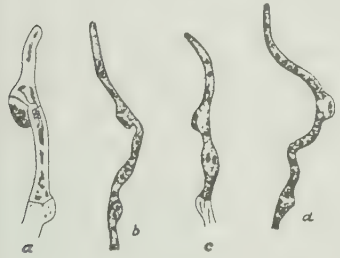


Abb. 5. Ustilago Vuijckii. Hyphenenden mit Paarkernen.

Abb. 20. Schnallenähnlicher Auswuchs. Vergr. × 760.

Abb. 17. Zweikerniges Myzel. Vergr. × 760.

Abb. 19. Einkernigwerden des Myzels. Vergr. × 760.

Abb. 152: aus SEYFERT 1927:583.

Abb. 153: aus SLEUMER 1932:243f.

Nach SEYFERTs Angaben läuft die Bildung der Schnallen über ein Pseudoseptenstadium ab. Bei Ustilago maydis ist die Schnallenbildung seit jeher umstritten. Nach dem Erscheinen der zitierten Arbeit von SEYFERT verfaßte ein paar Jahre später SLEUMER (1932) einen Artikel "Über Sexualität und Zytologie von Ustilago zeae (BECKM.) UNGER" und vermerkt (l.c.p. 234f.): "Trotzdem ich sehr zahlreiche Präparate einer sorgfältigen Untersuchung unterzogen habe, konnte ich keine Bilder finden, die man mit Sicherheit als Schnallen ansprechen kann. wie ich glaube, durch Verzweigungen des Mycels vorgetäuscht." SLEUMER hat seine Beobachtungen an anderen Arten in Zeichnungen festgehalten, die hier unter Abb. 153 wiedergegeben sind. SLEUMERs Angaben über Ust. zeae werden von CHRISTENSEN (1931) unterstützt. CHRISTENSEN ist es, der den Begriff 'Pseudoschnalle' prägt. Seinen Angaben zufolge entstehen sie dadurch, daß durch die Bildung von Seitenzweigen Schnallenbuckel vorgetäuscht würden und daß beim Auswachsen der Seitenzweige die Querwände verzerrt würden (vgl. TALBOT 1970: 571). Nach SEYFERT (1927) gelang es HANNA (1929) bei Ust. zeae Schnallen nachzuweisen. Die Brisanz der von SEYFERT und CHRISTENSEN u. v. a. aufgeworfe-

nen Frage wird vor allem an der Tatsache verdeutlicht, daß bei Ust. maydis (DC) CORDA eine Sporidienkopulation bei der Keimung nicht bekannt ist (vgl. z. B. SCHMITTER 1984).

STEMPELL (1935) ergänzte die von SEYFERT (1927) aufgestellte Liste um weitere sieben Arten. Er wies Schnallen nach bei Entyloma calendulae, Sphacelotheca hydropiperis, Ustilago tragopogonis, Ust. avenae, Ust. hordei, Ust. perennans und Urocystis agropyri (im allgemeinen nur glatte Querwände, gewinkelte Querwände mit Schnallenandeutung seltener, Anm. von STEMPELL selbst). Die Schnallenentwicklung am Mycel II, von STEMPELL so bezeichnet, illustriert der Verfasser und kommt von diesem Beispiel ausgehend zur folgenden, abschließenden Bemerkung (l.c.p. 247): "Daß die Mycelien der meisten Brandpilze in der Wirtspflanze Schnallen ausbilden und daß dies Schnallenmycel in seiner Entwicklung dem der Hymenomyceten entspricht, kann nach den Beobachtungen von Entyloma calendulae nicht bezweifelt werden." Gerade dazu findet sich bei DONK (1972 IV:118) folgender Kommentar: "Stempell (1935:238, fs. 6-9) recorded clamps in what he indicated as "Mycel II" of Entyloma calendulae. It has been suggested that this mycelium did not belong to the bunt but was a contamination with Itersonilia perplexans (Derx 1948:467). Sampson (apud Ainsworth & Sampson, 1950:23 fs. 1e, f) described precisely the same type of conidia and clamped mycelium for E. calendulae as Seyfert previously described; in this case, too, the same contamination may be assumed." Weit vor DONKs Veröffentlichung schreibt SAVILE (1955:91) in "A Phylogenie of the Basidiomycetes" über die Ustilaginales: "Clamps occur with great regularity." Wiederholt betont auch ZAMBETTAKIS (z. B. 1971), daß die Ustilagineen ein schnallenführendes Mycel besäßen. In jüngerer Zeit wiesen DURAN & SAFEEULLA (1968) für Ust. commelinae Schnallen nach. Dagegen vermerken SINGH & PAVGI (1973) für Melanotaenium brachiariae, einen ebenfalls zu den Tilletiales gehörenden Brandpilz (:464): " Clamp connections are not observed on the hyphae at any stage of development. Dicaryotic nuclei in the mycelium undergo a conjugate division and a septum is laid down to separate the dikaryons."

DEML & al. (1981a), DEML & al. (1981b), DEML & al. (1982) konstatierten das Vorkommen von Schnallen bei Ust. pustulata, Ust. scabiosae, Entorrhiza casparyana und Microbotryum violaceum.

Für Arten der Gattung Thecaphora liegen zwei Angaben vor. Von HENDERSON (1956), nach dessen Angaben Thec. lathyri ein schnallenführendes Mycel besitzt. Das kultivierte Mycel bildet neben wenigen echten Schnallen überwiegend nur unvollkommen gebildete aus. Die zweite Angabe findet sich bei BRETT

(1966). Sie konnte bei Thec. deformans keine Schnallen finden.
Im näheren Verwandtschaftskreis der Brandpilze ist das Vorkommen von Schnallen ebenfalls bekannt. Ein konstantes Merkmal von Rhodosporidium- und Leucosporidium-Arten ist die Schnallenbildung (FELL & al. 1969, FELL & al. 1970). Die Begründer dieser Gattungen interpretieren Rhodosporidium- und Leucosporidium-Arten als nicht-parasitische Vertreter der Ustilaginales s. str. Schnallenbildung bei den gleichen Arten konnten auch MOORE (1972) und JOHNSON-REID & MOORE (1972) nachweisen. Ebenfalls als möglicherweise nicht-parasitische Vertreter der 'white' smuts (Entyloma-Verwandtschaft) sieht NYLAND (1950) die Arten der Gattung Tilletiopsis. Auch DONK (1972 IV:131) interpretiert Tilletiopsis spec. als eine imperfekte Gattung der Tilletiales. Nach NYLAND bilden Tilletiopsis-Arten Schnallen aus.
1968 begründete OLIVE als neue Familie innerhalb der Ustilaginales s.l. die Filobasidiaceae. Gründe für die Eingliederung in die Bränden sind die Basidienmorphologie, sitzende Basidiosporen, Blastosporenproduktion und die Art der Dikaryotisierung. Filobasidium floriforme bildet nach OLIVE (vgl. auch MOORE & KREGER-VAN RIJ 1972) typische Schnallen aus, die Ausgangspunkte für Seitenverzweigungen sind.
Auch für Filobasidium capsuligenum wurde ein dikaryotisches Mycel mit Schnallenbildung beschrieben (RODRIGUES DE MIRANDA 1972). Im Gegensatz dazu besitzt die Art einer nahestehenden Gattung keine Schnallen: Filobasidiella arachnophila (KHAN & al. 1981a).
Spätestens hier stellt sich die Frage, was die echten Schnallen der Homobasidiomyceten von Pseudoschnallen unterscheidet und vor allem wie sie gebildet werden. Eine dikaryotische Hyphenzelle bildet hierbei einen kleinen Schnallen- oder Seitenast (Abb. 154a, b), der sich nach rückwärts an die Zelle anlegt (Abb. 154b, c). Gleichzeitig teilen sich die Kerne. Von beiden Kernpaaren wandert nun je einer in die Spitze der Mutterzelle, von den beiden übrigen begibt sich einer in den Schnallenast. Unterhalb der Ursprungsstelle des Schnallenastes wird eine Querwand gebildet (Abb. 154d). Gleichzeitig verschmilzt die Schnallenastspitze mit der subapikalen Zelle und die Schnalle wird mittels einer Querwand gegen die apikale Zelle abgegrenzt (Abb. 154e). Die Schnalle kann auswachsen und wieder Schnallen bilden (Abb. 154f - h).
An einem beliebig ausgewählten Beispiel soll die Substruktur einer typischen Schnalle erläutert werden.
Hericium erinaceum, ein aphyllophoraler Basidiomycet, bildet im Subhymenium sehr viele Schnallen aus. Folgende Punkte scheinen mir bei der Bildung und der

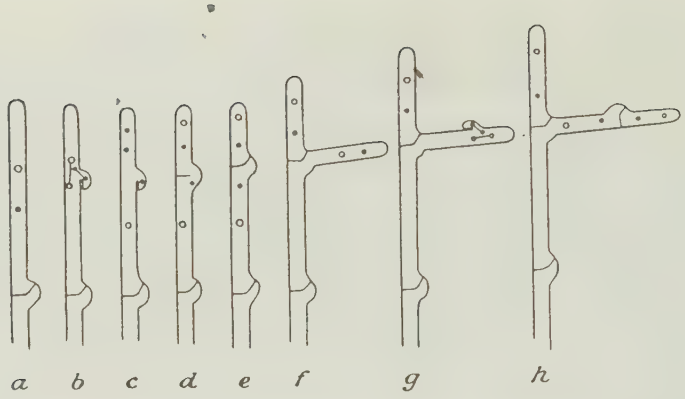


Abb. 154: Schema der Schnallenbildung bei den Hymenomyceten (aus SEYFERT 1927: 155).

Morphologie echter Schnallen wichtig zu sein: 1. Der sich zurückkrümmende Schnallenast läßt zwischen Auswuchs- und Verschmelzungsstelle eine Aussparung frei, sie sei das Schnallenloch genannt (Abb. 155a, b: schwarzer Pfeil). Daß diese Aussparung sehr variabel sein kann, zeigen u.a. die Zeichnungen in KNIEPs Beiträgen zur Kenntnis der Hymenomyceten (1913 - 1915) oder die feinstrukturelle Darstellung einer Schnalle von Coprinus lagopus bei GIESY & DAY

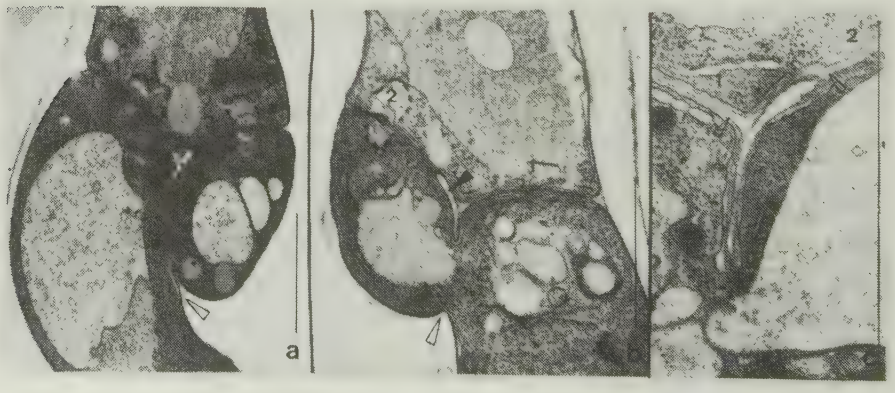


Abb. 155: Hericium erinaceum - Echte Schnallen (zur Erklärung vgl. obenstehenden Text).

(1965). Die Variabilität scheint bereits auf Artebene sehr ausgeprägt zu sein (z. Bsp. KNIEP 1915, Taf. II, Fig. 1 - 7, 12, 14 - 17, 20 bei Corticium varians). 2. In elektronenmikroskopischen Aufnahmen müßte bei echten Schnallen wenigstens an einem Beispiel die Verschmelzungsstelle von Schnallenastspitze und subapikaler Hyphenzelle sichtbar sein (Abb. 155a, b, c: helle Pfeile) oder es müßten sich Stadien finden lassen, die eine beginnende Verschmelzung zeigen. 3. Es müßten die Mittellamellen der in Abb. 155a bis c mit den Ziffern 1 und 2 bezeichneten Septen deutlich voneinander getrennt sein; dies selbst dann, wenn das Schnallenloch nur undeutlich ausgeprägt ist (vgl. GIESY & DAY 1965).

Im Lichtmikroskop kann eine Pseudoschnalle von einer echten Schnalle nicht mit ausschließlicher Sicherheit unterschieden werden. Manche dieser Strukturen entsprechen auch bei kritischer Beobachtung tatsächlich echten Schnallen.

In einer schematisierten Übersichtsdarstellung sind die verschiedenen Ausbildungsformen der Pseudosepten (Abb. 156) und Pseudoschnallen (Abb. 157) wiedergegeben, wie sie sich bei den untersuchten Arten im TEM-Aufnahmen präsentierten. Im Ergebnisteil wurde mehrmals daraufhingewiesen, daß sich die Pseudosepten bereits im Lichtmikroskop verschieden darstellen. Oft können sie deutlich als Einstülpungen der seitlichen Hyphenwand beschrieben werden (z. B. Abb. 53, Abb. 79, Abb. 101, Abb. 134: Pfeil mit einem x). In diesen Fällen überzieht keine durchgehende Zellwand die Basis des Pseudoseptums (Abb. 72a, Abb. 111a, Abb. 119e). Die verschiedentlich angesprochene Möglichkeit, daß solche Pseudosepten als Kompensationsfaktor in der Biegung einer Hyphe entstehen (z. B. EHRLICH & al. 1968), kann in diesem Fall nicht ausgeschlossen werden. Es sei jedoch darauf hingewiesen, daß dort, wo in einer Hyphenbiegung tatsächich die Zellwand eingestülpt werden muß, dies häufig in weniger regelmäßiger Art und Weise erfolgt (Abb. 102b, möglicherweise auch Abb. 72d). Aus der schematischen Darstellung (Abb. 157) geht u. a. hervor, daß die Zellwand im distalen Bereich des Pseudoseptums oftmals verdickt ist. Im Regelfall ist ein Pseudoseptum wie jede regulär eingezogene Querwand in der seitlichen Hyphenwand verankert, indem sie von dieser mit Teilschichten überzogen wird (Abb. 80d; Abb. 92b, c; Abb. 102a, c, d; Abb. 111b, c; Abb. 128b, c, d; Abb. 135a, b; Abb. 142a). Ihr Aufbau gleicht dem der normalen Septen auch darin, daß in ihnen Poren nachgewiesen werden konnten (Abb. 92c; Abb. 111c; Abb. 116). Pseudosepten im strengen Sinn sind stets von einer Aufwölbung der Hyphenwand, die der Ansatzstelle gegenüberliegt, begleitet. Daß sich des öfteren Kerne in der Nähe des Pseudoseptums finden, kann Zufall sein oder auch nicht

(Abb. 102d; Abb. 111b, c; Abb. 119c; Abb. 142a). Der Durchgang, den die Pseudosepten zwischen zwei benachbarten Zellen freilassen, kann nachträglich geschlossen werden. Dies hat bereits 1923 BAUCH erwähnt. Die Schemazeichnung unter Abb. 158d wurde nach dem BAUCHschen Original angefertigt. Dort und aus den eigenen Zeichnungen ist zu erkennen, daß sich die zusätzlich eingezogene Zellwand nie in der linearen Fortsetzung des primären Septums befindet. Durch die schräge Lage bekommt ein geschlossenes Pseudoseptum Ähnlichkeit mit einer echten Schnalle. Auch das zweite, zusätzlich eingezogene Septum kann einen Porus besitzen.

Aus dem Dargelegten kann geschlossen werden, deß es sich bei den Pseudosepten um einen etablierten, selbständigen Septentyp handelt. Zu diesem Schluß kommen im Falle der Rostpilze auch LITTLEFIELD & HEATH. Doch entstehen die Pseudosepten bei den untersuchten Ustilagineen nicht durch Auflösung ehemals kompletter Septen, wie dies bei den Rostpilzen der Fall zu sein scheint (JEHRSIELD & al. 1967, EHRLICH & al. 1968, RIJKENBERG & TRUTER 1975, BRACKER 1967 p. pte.).

Zum einen konnten im entsprechenden Bereich keine Zellwandreste nachgewiesen werden, zum anderen ließen sich dann die Verdickungen der distalen Pseudoseptenwand nicht erklären.

Für die Rostpilze ist in einigen Fällen nachgewiesen, daß Pseudosepten im Zuge der Dikaryotisierung gebildet werden und über sie hinweg die Wanderung der Kerne stattfindet. Bei Brandpilzen sind Pseudosepten in Form von Hufeisen-

Abb. 156: Schematische Darstellung der schnallenähnlichen Strukturen bei Gin.- und Urocystis-Arten (a-h) und Thec. sem.-conv. (i-m) sowie einer echten Schnalle von Hericium erinaceum und Coprinus lagopus (n-o) und der Hakenbildung einer Dasyscyphus-Art. Die Pfeile sollen die Wachstumsrichtung der Stammhyphe kennzeichnen und die des lateralen, schnallenartigen Auswuchses. Durch den Pfeil in Fig. n, o wird die Verschmelzungsstelle von Schnallenauswuchs und subapikaler Zelle bei echten Schnallen markiert.
///// = Homogener Plasmainhalt, der sich vom Rest deutlich unterscheidet.

Abb. 157: Pseudoseptenbildung bei den untersuchten Ginanniella- und Urocystis-Arten. Die Pseudosepten können einen Porus besitzen (b); in ihrer Nähe befinden sich oftmals Kerne; c, d: komplettierte Pseudosepten; das zusätzlich eingezogene Septum befindet sich nicht in der linearen Fortsetzung des Pseudoseptums. Zeichnung d wurde nach einem Original von BAUCH (1923) angefertigt. Alle Darstellungen sind schematisiert.

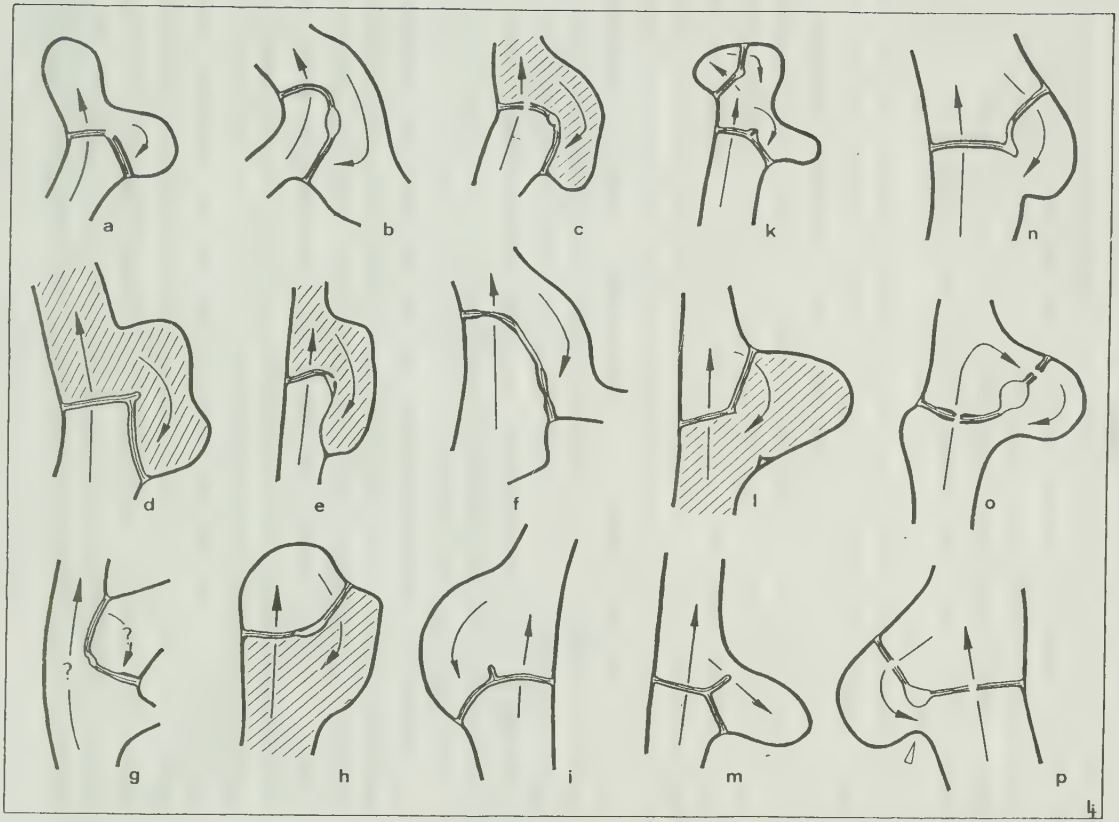


Abb. 156

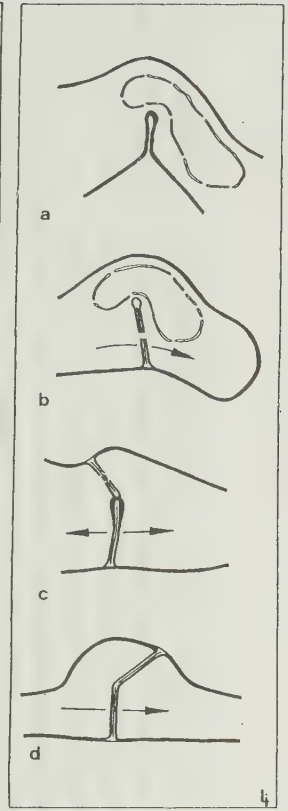


Abb. 157

brücken erstmals an Promycelzellen einiger Ustilago-Arten nachgewiesen worden. Ihre Funktion dort ist eindeutig ebenfalls die der Dikaryotisierung. Die Hufeisenbrücke selbst wird dabei meist zum Entstehungsort der dikaryotischen Hyphe (Abb. 149a, Abb. 150f, g; SCHMITTER 1984: Tafel 12 u. 13). Doch kann die Hyphe auch am Ende einer Promycelzelle auswachsen (Abb. 149b, Abb. 150g, h). Ein solches Pseudoseptum unterscheidet sich in seiner Funktion in nichts von dem der Rostpilze. SEYFERT (1927) sah in den Pseudosepten entstehende Schnallen (Abb. 151a, b). Daß aus Pseudosepten Pseudoschnallen entstehen können, vermerkte bereits BAUCH (1923). Ob dies nun am Promycel der Fall ist oder an Hyphen, spielt keine Rolle. Von der Morphologie her unterscheidet sich ein geschlossenes Pseudoseptum von einer Pseudoschnalle im LM nicht, sehr wohl aber im TEM.

Über die Funktion der Pseudosepten kann nur spekuliert werden. Mit der Einleitung der Dikaryophase haben sie vermutlich primär nichts mehr zu tun, vielleicht eher mit einer koordinierten Verteilung der Kernpaare. Das Mycel der untersuchten Brandpilze ist dikaryotisch. Wie wird diese Phase im Einzelfall eingeleitet? Bei Ginanniella trientalis sind bereits die Konidien dikaryotisch, zudem kopulieren bei der Keimung die Sporidien auf dem Promycel sofort. Überwiegend dikaryotisch dürften auch die Sporidien von Urocystis galanthi sein; bei Gin. primulicola ist die Kopulation von Konidien und Sporidien bekannt; bei Urocystis agropyri, Ur. anemones und Ur. ranunculi kopulieren die Sporidien. Nichts ist m. E. darüber bekannt, wie die Dikaryen in den Hyphen transportiert werden. Auf diesen Punkt wird noch im Zusammenhang mit den Pseudoschnallen eingegangen werden. Wenn Pseudosepten für den Transport von Kernen von Zelle zu Zelle verantwortlich wären, dann müßten sie häufiger und vor allem regelmäßiger vorkommen.

Über die Funktion der Pseudoschnallen, nachdem sie offensichtlich nicht durch Verschmelzung eines auswachsenden und sich rückkrümmenden Hyphenseitenastes entstehen, können ebenfalls nur Vermutungen angestellt werden. Vielleicht kann die Frage nach ihrer Bedeutung am ehesten über einen Umweg angegangen werden, nämlich über den morphologisch-funktionellen Vergleich von Hufeisenbrücken - Pseudosepten - Pseudoschnallen und Schnallen.

Dem nachfolgend entwickelten Gedankengang sei folgende Überlegung vorangestellt: der funktionelle Vorteil, den der Schleudermechanismus vegetativ entstandenen Ballistosporen einbrachte, wurde irgendwann auch für die Meiosporen verfügbar (OBERWINKLER 1978). Was also zunächst nur im vegetativen Bereich funktionierte, etablierte und bewährte sich nach und nach auch in der genera-

tiven Phase. Die Entwicklungsrichtung umkehrend, also generativ in Richtung vegetativ, und ein ähnliches Prinzip auf einen anderen Bereich anwendend, könnte folgende Hypothese aufgestellt werden (Abb. 158): ein Mechanismus, der zunächst im generativen Bereich als Kopulationsbrücke und damit der Etablierung des Dikaryons diente (Abb. 158a), dort auch als Durchgangsbereich von wandernden Kernen benutzt wurde (Abb. 158b), könnte schließlich ganz in den vegetativen Bereich abdiffundiert sein. Der Kerntransport über solche Brücken mag relativ gut funktioniert haben, weshalb diese Einrichtung beibehalten und verfeinert wurde. Nach Art der Rückzugsseptenbildung wurde gelegentlich nach abgelaufener Kern- und evtl. Plasmawanderung ein zusätzliches Septum eingezogen (wie in Abb. 127d und Abb. 149b; Abb. 150g, h; Abb. 158c, d).

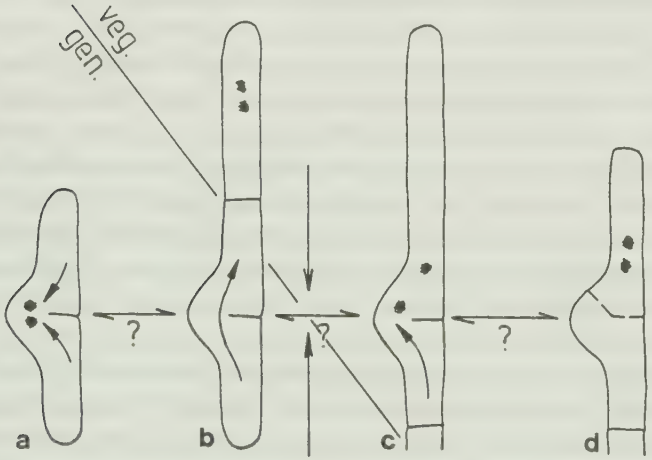


Abb. 158: Theoretischer und hypothetischer Zusammenhang zwischen Pseudosepten an Promycelien/Hyphen, komplettierten Pseudosepten und Pseudoschnallen.

Theoretisch könnten also Pseudosepten in den Hyphen der untersuchten Brandpilze die Funktion der Dikaryotisierung und der koordinierten Kernverteilung bei konjugiert sich teilenden Kernen übernehmen. Jede der in Abb. 158 dargestellten Figuren kann mit einem Beispiel aus der Praxis belegt werden. Tilletiaria anomala ist der beste Beweis dafür, daß Dikaryotisierung an den Hyphen über die Bildung von Pseudosepten ablaufen kann. Leider ist die Dikaryophase bei dieser Art nur sehr kurz, so daß sich das Problem des Weitertransportes eines Dikaryons erst gar nicht stellt. Der Dikaryotisierung folgt dort stets unmittelbar die Teliosporenbildung. Durch gezielte Versuche, die die Teliosporenbildung unterdrückten und die dikaryotische Zelle zum weiteren Wachstum stimulierten, käme man vielleicht der Klärung der oben aufgeworfenen Frage näher: nämlich ob über Pseudosepten eine koordinierte Verteilung sich konjugiert teilender Kernpaare überhaupt funktionieren kann.

Komplettierte Pseudosepten sind im Mycel der untersuchten Brandpilze ein Ausnahmefall, Pseudoschnallen die Regel. Beide sehen sich sehr ähnlich. Der Schöpfer des Wortes hat die Pseudoschnallen folgendermaßen definiert (CHRISTENSEN 1931): "Pseudoschnallen entstehen dadurch, daß durch die Bildung von Seitenzweigen Schnallenbuckel nur vorgetäuscht würden und daß beim Auswachsen der Seitenzweige die Querwände verzerrt würden." CHRISTENSEN ist zusammen mit SLEUMER (1932), SEYFERT (1927) und STEMPELL (1935) allen Angaben gegenüber, die das verbreitete Vorkommen von Schnallen bei Brandpilzen als belegt ansehen, sehr kritisch eingestellt. Zu diesem Problem schreibt DONK (1972 IV:116): "Occasionally such records have been 'confirmed' but generally they either could not be corroborated or at best were regarded as dubious. Caution warns against too heavy reliance on them. In several instances the so-called clamps could be interpreted as different structures."

Kernteilung und Kernverteilung sind bei den Homobasidiomyceten in vielen Gruppen an die Bildung von Schnallen gekoppelt (Abb. 154). Die typische Feinstruktur einer solchen Schnalle ist in Abb. 156 dargestellt und an anderer Stelle ein paar wichtige Punkte dazu erläutert. Die schematische Darstellung zweier Homobasidiomycetenschnallen (Abb. 156 n, o) und gleichzeitige Gegenüberstellung zu vergleichbaren Strukturen bei Brandpilzen ist in Abb. 156 wiedergegeben. An die Definition einer Pseudoschnalle und die Entstehung einer echten Schnalle soll hier nochmals erinnert werden, besonders an die Tatsache, daß im Verlaufe ihrer Ontogenie irgendwann die Verschmelzungsstelle von Schnallenastspitze und subapikaler Zelle sichtbar werden muß. Es kann davon ausgegangen werden, daß die Hyphen in einem relativ jungen Brandlager unterschiedlich weit

entwickelt sind. Zu keinem Zeitpunkt aber war bei insgesamt elf untersuchten Arten ein Stadium aufzufinden, wie es in Abb. 156n für Hericium erinaceum oder in Fig. o für Coprinus lagopus gezeichnet ist. Was hier als Pseudoschnalle angesprochen wird, lag stets in einem 'vollendeten' Zustand (Abb. 156a - m) vor. Diese sicherlich unlogische Feststellung - auch eine Pseudoschnalle muß irgendwann entstehen - sollte vor dem Hintergrund gesehen weden, daß nicht jede kleine Auswölbung im Septenbereich eine Pseudoschnalle werden muß, sondern ebenso ein regulärer Seitenast werden kann. Eine Interpretation der Pseudosschnallen wird zudem durch ihre variable Gestalt erschwert: einmal sind die Schnallensepten unterschiedlich dick (Abb. 156a, h), oder die Septen sind unvollständig (Abb. 156e), oder es wurde eine drittes Septum eingezogen (Abb. 156i, l, m?). Bei Thec. sem.-conv. ist die Tendenz zur dreifachen Septierung der Pseudoschnallen stark ausgeprägt. Eine Besonderheit, die nicht unbeachtet bleiben sollte, ist die Tatsache, daß die 'zurückgekrümmten' Hyphenauswüchse der subapikalen Zelle mit der seitlichen Partie anliegen. Daß der plasmatische Inhalt der beiden Zellen im fiktiven Verschmelzungsbereich oftmals sehr verschieden ist (Abb. 156c, d, e, h, m), könnte ein weiterer Grund dafür sein, daß eine Pseudoschnalle tatsächlich nur durch Anlegen und ohne nachfolgende Verschmelzung der Seitenastspitze mit der Hyphenwand entsteht. Es deutet also vieles daraufhin, daß es sich - wie CHRISTENSEN vermutete - bei den Pseudoschnallen tatsächlich um Auswüchse handelt, die sich an die Hyphenwand anlegen und so eine echte Schnalle nur nachahmen.

Konjugierte Kernteilung in Verbindung mit Schnallenbildung ist ein bekanntes Phänomen; nie aber taucht in diesem Zusammenhang die Erwähnung von unechten Schnallen auf. Die Ähnlichkeit mit echten Schnallen legt nun die Vermutung nahe, daß Pseudoschnallen auch eine ähnliche Funktion erfüllen und sich in anderen Gruppen vielleicht zu echten Schnallen weiterentwickelt haben. Echte Schnallen wies OLIVE (1968) für die Filobasidiaceae nach, einer Familie, die der genannte Autor zu den Ustilaginales stellt. Für Tilletiopsis, von NYLAND (1950) als ein potentieller Vorläufer der Ustilaginales s. l. in Betracht gezogen, sind keine Schnallen bekannt. Die sicher in der Nähe der Brandpilze stehende Tilletiaria bildet Pseudosepten aus. Die Verhältnisse innerhalb der Ustilaginales und Tilletiales sind weitgehend unbekannt, wenn man bereit ist anzuerkennen, daß letztlich nur feinstrukturelle Aufnahmen eine eindeutige Unterscheidung von unechten und echten Schnallen erlauben. Die Weitergabe eines Dikaryons kann auch ohne echte Schnallenbildung funktionieren. Das wies KNIEP (1918) mehrfach nach und sie funktioniert nach GIESY & DAY (1965) auch

dort, wo neben echten Schnallen auch falsche gebildet werden. Die Uredineen schließlich bilden überhaupt keine Schnallen aus.
Das Bild, das sich von den untersuchten Arten und nahestehenden Gruppen bietet, ist verwirrend. Die Frage nach der Bedeutung der Pseudoschnallen läßt sich aufgrund der vorliegenden Ergebnisse auch nicht andeutungsweise beantworten. Doch sollen folgende Fakten nochmals aufgelistet werden:

- Das Mycel der Brandpilze ist dikaryotisch.
- Pseudosepten können der Initiierung der Dikaryophase dienen (Tilletiaria anomala; BANDONI & JOHRI 1972).
- Über die Pseudosepten können Kerne geschleust werden; sie stehen aber in keinem nachweisbaren Zusammenhang mit konjugierter Kernteilung.
- Pseudosepten können zu einer Art Pseudoschnalle komplettiert werden.
- Die häufige Bildung von Pseudoschnallen; ihre Ähnlichkeit mit echten Schnallen; sie stehen ebenfalls in keinem nachweisbaren Zusammenhang mit der Kernteilung.
- In einer Gruppe, die zu den Brandpilzen gestellt wird, werden offensichtlich echte Schnallen gebildet (Filobasidiaceae; OLIVE 1968).

Es ist nur eine beschränkte Anzahl von Vertretern, die hier untersucht wurden. Daher kann nur spekuliert werden, ob Pseudosepten, Pseudoschnallen und echte Schnallen etwas miteinander zu tun haben; ob sich von der Morphologie der Pseudoschnallen ausgehend, vielleicht im nahen oder weiteren Verwandtschaftskreis die echten Schnallen entwickelt haben? Theoretisch ist für das bei den Homobasidiomyceten fest fixierte Prinzip ein unfixiertes Vorstadium zu fordern. Ebenso theoretisch könnte dies bei den Basidiomyceten in der phylogenetisch älteren Gruppe der Heterobasidiomyceten zu suchen sein.

Bildung und Morphologie der Sporenballen

In vielerlei Hinsicht sind die Ustilaginales s. str. besser untersucht als die zweite Brandpilzgruppe, die Tilletiales. Dies trifft auch auf die Abläufe bei der Sporenbildung zu.

LANGDON & FULLERTON (1975) untersuchten mit Ust. hordei und Sorosporium saponariae jeweils die Typusart einer einzelsporigen und einer Sporenballen-bildenden Gattung der Ustilaginales s. str.

Für die einzelsporigen Vertreter läuft in der Mehrzahl der Fälle die Sporenbildung vermutlich so ab, wie es LANGDON & FULLERTON (1975) u.a. an Ustilago hordei oder DEML & al (1981) an Ust. pustulata und Ust. scabiosae untersucht haben. Die Zellwand sporogener dikaryotischer Hyphen verdickt sich nach Ablauf der Karyogamie und wird dabei gelatinös. Die junge Sporenanlage ist so zunächst in Form eines nackten Protoplasten in eine diffuse Matrix eingebettet. Die spätere runde Form schält sich mit zunehmender Vergrößerung heraus. Parallel dazu wird innerhalb der Hyphenwand eine neue Zellwand angelegt, die der entstehenden Teliospore. Bei der Sporenreife verschwindet die ehemalige Hyphenwand entweder völlig (LANGDON & FULLERTON 1975) oder bleibt in Form weniger Überbleibsel erhalten (DEML & al. 1981). Die Bildung der Sporen erfolgt hier also innerhalb der Hyphen und kettenförmig hintereinander. Ganze Hyphenabschnitte 'zerfallen' dabei in Sporen (vgl. FISCHER v. WALDHEIM 1869/70, SCHRÖTER 1889, LANGDON & FULLERTON 1975, DEML & al. 1981 u. v. a. m.). FISCHER v. WALDHEIM und LANGDON & FULLERTON beschreiben den Ablauf der Sporenbildung bei der Sporenballen-besitzenden Sorosporium saponariae wie folgt. Als Ausgangspunkt dienen zwei oder drei Hyphen, die sich krümmen, einrollen und sich umeinanderschlingen. Das Einkrümmen der Hyphenspitzen hebt FISCHER v. WALDHEIM (l.c.p.88) besonders hervor: "...zeigen diese Fäden insofern ein von Ustilago verschiedenes Verhalten, als die freien Enden sich krümmen, einwärtsbiegen, gleichsam die Spitze einrollen." Durch Verzweigung der ursprünglichen und Einbeziehung weiterer benachbarter Hyphen nimmt das junge Sporenknäuel rasch an Umfang zu. Mit der Vergrößerung geht ein gelatinös-werden der Hyphenwände einher. In der gelatinösen Matrix verschwimmen die Konturen der Zellwände, die Protoplasten der einzelnen Sporen heben sich mehr und mehr von ihr ab. Die endgültige Anzahl der Sporen pro Sporenballen wird nach FISCHER v. WALDHEIM durch wiederholte Teilungen der ursprünglichen Hyphen, d. h. der innersten, erreicht. Nach und nach entwickelt sich um jede Spore die endgültige Sporen-

wand (LANGDON & FULLERTON 1975). Die gelatinöse Matrix verschwindet mit zunehmender Sporenreife fast und bleibt lediglich in Form einer schmalen Schicht um jede Spore erhalten. Doch auch davon ist nichts mehr zu sehen, wenn die Pigmentierung der Sporenwand abgeschlossen ist. Zwischen den morphologisch reifen Sporen liegen vereinzelt noch asporogene Hyphen, die sich aber - ebenfalls durch Gelatinisierung der Zellwand - allmählich auflösen.

Die eigenen Ergebnisse an einer tilletialen, ebenfalls Sporenballen besitzenden Art unterscheiden sich von dem bei Sorosporium saponariae aufgezeigten Modus nicht. Die junge Sporenballenanlage besteht auch bei Thec. sem.-conv. nur aus wenigen verknäuelten und verdickten Hyphen, deren Zellwand zunächst nur leicht gelatinös wirkt. Auffallend ist, daß Freiräume, die zwischen einer Hyphe und ihrem zruückgekrümmten Ende entstehen, durch entsprechend dickere Zellwandauflagerungen kompensiert werden (vgl. hierzu Abb. 23h, Abb. 24i - m). Daß diese Verdickungen nur an in vitro-Hyphen beobachtet wurden, mag mit der hier sicher nicht natürlichen Anordnung des Mycels zusammenhängen. Sie dürfte nicht der im Fruchtknoten von Convolvulus arvensis entsprechen. Das Verschleimen der Zellwände ist im TEM an den unscharfen Konturen gut erkennbar (Abb. 23g, h). Die Anlage einer neuen Zellwand innerhalb der alten Wand konnte zwar im Falle von Thec. sem.-conv. nicht beobachtet werden, doch sollten aus den Untersuchungen nur einer Art keine verallgemeinernden Schlüsse gezogen werden. Es hat den Anschein, als ob die verdickte, leicht gelatinöse Primärwand der Hyphe auch die pigmentierte Wand der reifen Spore darstellt. Ob die äußerste, am stärksten gelatinöse Partie zwischen den Warzen als eine unterbrochene, aufgelagerte Schicht (Abb. 25e: aSch) hier und dort erhalten bleibt, ist wahrscheinlich. Mit der gleichen Wahrscheinlichkeit darf angenommen werden, daß sie auch die verbindende Schicht zwischen den Einzelsporen darstellt. Die fehlende Verbindung zu den Sporenwandschichten besonders an den Kanten unterstützt diese Annahme.

Die bei Thec. sem.-conv. vorhandenen Keimporen scheinen sekundär durch Auflösung einer bereits vorhandenen Schicht zu entstehen (Abb. 26i, k). Jedenfalls werden die in diesem Bereich vorhandenen Einsprengsel in einer hellen Grundmatrix als so entstanden interpretiert. MUNDKUR & THIRUMALACHAR (1946:4), die bei Thec. fimbristylidis die Sporenbildung untersuchten, vermerken hierzu: "Spore initials at first unicellular, arising from wefts of mycelium, later becoming multicellular." Die Entstehung der endgültigen Sporenanzahl in einem Sporenballen dürfte tatsächlich über Zellteilungen im heranwachsenden Sporenballenverband ablaufen (vgl. THIRUMALACHAR & al. 1967). Verschiedentlich wurde

von Autoren ein grundlegender Unterschied in der Sporenbildung zwischen Ustilago und Tilletia schlechthin festgestellt. So vermerkt PRILLIEUX (1880:53) hierüber: "Dans les Ustilago, les filaments sporogènes deviennent très gélatineux, de façon à se confondre dans une masse où l'on ne peut plus les distinguer; en même temps ils se dilatent et forment des renflements arrondis plus ou moins irréguliers, qui se séparent par des cloisons, et dont le contenu devient les spores que l'on voit briller au milieu de la masse gélatineuse. Dans les Tilletia, au contraire, les filaments sporogènes sont à peine gélatineux, très ténus, souvent beaucoup plus minces que ceux du mycelium: les spores s'y forment isolément par un gonflement de l'extremité des filaments sporogènes." Kurz zusammengefaßt drückt SCHHRÖTER (1889) dies so aus, daß bei Ustilago die Endäste gallertig aufquellen und sich in ihrem Innern die Sporen reihenweise ausbilden; bei Tilletia erfolgt die Anlage der Sporen in den gallertig aufgequollenen Enden der fruktifizierenden Hyphen (vgl. RABENHORST 1884, CUNNINGHAM 1924, SINGH & PAVGI 1973). Betrachtet man die einzelsporigen Vertreter der Tilletiales, so scheint sich zu bestätigen, was vor annähernd 100 Jahren festgestellt wurde: die Sporen z. B. von Entyloma, entstehen einzeln, apikal oder interkalar, aber nicht in Ketten (DANGEARD 1894, STEMPELL 1935, PAVGI & SINGH 1970 - außer an Hyphen, die in vitro zur Sporenbildung übergehen, STEMPELL 1935). Dies ist auch bei solchen Arten, wie z.B. Entorrhiza, der Fall (WEBER 1884, DEML & OBERWINKLER 1981), die in mehreren Beziehungen vom Tilletia-Typ abweichen.

Wie sehen nun die Verhältnisse bei den Gruppen der Tilletiales aus, die Sporenballen bilden? Stellvertretend für mehrere andere Gruppen soll Doassansia hygrophilae (THIRUMALACHAR 1946) und Burrillia (THAKUR 1975) stehen. Doassansia besitzt Sporenballen, deren innere fertile Zellen von einer äußeren Schicht steriler Zellen umgeben sind. Etwas komplizierter sind die Verhältnisse bei Burrillia: fertile Sporen sind unregelmäßig mit sterilen Zellen durchsetzt. Eine Schichtung in eine Art Rinde wie bei Doassansia tritt hier nicht auf. In beiden Fällen sind Ausgangspunkt für die Sporenbildung Hyphen, die anschwellen, sich verknäueln und verzweigen. Sie bilden zusammen mit anderen Hyphen ein diffuses, noch kleines Knäuel, in dem die Wände eine gelatinöse Konsistenz bekommen. Die Hyphenzellen runden sich ab und bilden schließlich die dikaryotischen Einzelsporen. Deren Differenzierung in fertile oder sterile Zellen findet erst im Verband des Ballens und nicht schon bei dessen Aggregierung statt.

Zahlreiche Untersuchungen geben Aufschluß über die Sporenbildung bei den hier

behandelten Gattungen Tuburcinia bzw. Ginanniella und Urocystis.
Den Darstellungen von SCHRÖTER (1989:264) bzw. allen Autoren zufolge, die das Fehlen von Nebensporen als Charakteristikum für Arten der Gattung Tuburcinia ausweisen (z. B. WORONIN 1882, BREFELD 1895, SCHELLENBERG 1911, BUBAK 1916) bilden sich bei "...Tuburcinia die Sporen in Knäueln, welche durch Verflechtung von büscheligen Seitenästen gebildet werden. Die Ausbildung der Sporen erfolgt von innen nach außen fortschreitend. Bei Urocystis ist die Ausbildung der zusammengesetzten Sporen ähnlich, nur bilden sich hier ein oder mehrere große Centralzellen aus, welche von den peripheren Fruchthyphen spiralig umzogen werden. Diese zerfallen dann in eine Anzahl kleinerer Zellen, welche als Hülle die Hauptsporen umkleiden."
Als zentraler Punkt bleibt festzuhalten, daß alle Autoren, die Tuburcinia bzw. Ginanniella neben Urocystis anerkennen, keine Unterschiede bezüglich der Sporenbildung als potentielles Differentialmerkmal ausweisen.
Übereinstimmend geben LUTMAN (1910), KNIEP (1917) und DAS (1949) für Urocystis anemones an, daß durch reiche Verzweigung und Verknäuelung von Hyphen dichte Knäuel entstehen. Durch nachträgliche Zellteilung (LUTMAN 1910) entsteht die endgültige Sporenzahl. In frühen Stadien können laut DAS (1949) Hauptsporen und Nebensporen nicht unterschieden werden.
Die Sporenbildung von Ur. cepulae bzw. Ur. colchici wurde untersucht von WINTER (1876), PRILLIEUX (1880), WHITEHEAD (1921), BLIZZARD (1926, 1926), GRAYSON & LACY (1975). Nach WINTER (1876) ist bereits in Anfangsstadien der Sporenbildung bei Ur. colchici eine Unterscheidung von Hauptsporen und Nebensporen möglich; derart, daß die Hauptsporen zentrale Hyphenstränge darstellen, an die sich Seitenzweige - die späteren Nebensporen - anlegen. Der zentrale Spiralast wird stärker gallertig als die Nebenäste. Im weiteren Verlauf umgeben sich die Anlagen der Hauptsporen mit einer Membran, die durch rasches Dickenwachstum sehr bald Exo- und Endosporium unterscheiden lassen. Einen Unterschied in der Entstehungsweise und dem Zeitpunkt von Hauptsporen und Nebensporen bei Ur. colchici stellte auch WHITEHEAD (1921) fest. Während die zentralen, fertilen Sporen bereits in die Zellwandverdickungsphase eingetreten sind, bilden sich durch Anpressen an die Hauptsporen und Abrundung erst die Nebensporen. Nach BLIZZARD (1926, 1926) 'beherrschen' die zentralen Hauptsporen die hyalinen Nebensporen insofern, als jene den Hauptsporen als 'nurse-cells' dienen.
Die gegenteilige Auffassung in Bezug auf die Entstehung von Nebensporen kommt bei RABENHORST (1884), PRILLIEUX (1880) und GRAYSON & LACY (1975) zum Aus-

druck. Was RABENHORST für alle Urocystis-Arten geltend macht, faßt PRILLIEUX speziell für Ur. colchici zusammen (l.c.p. 206): "...je n'ai rien pu voir qui m'autorise à admettre dans les glomérules naissant l'existence d'un filament spiralé spéciale occupant le milieu du petit corps autour de lui." Die allein durch die Lage einer Hyphenzelle bedingte Differenzierung in eine bestimmte Sporenart kommt bei GRAYSON & LACY (1975) indirekt zum Ausdruck: "Curving of sporogenous branches resulted in coils with central spores lying in the center surrounded by the other hyphal cells of sporogenous hyphae."
Nach PAPE (1923) entstehen bei Ur. galanthi zuerst die Hauptsporen und später erst die Hülle der Nebensporen.
Über die von RABENHORST festgelegte Typusart der Gattung Urocystis, nämlich Ur. occulta, liegen zwei ausführliche Untersuchungen von WOLFF (1873) und STAKMAN, CASSEL & MOORE (1933) vor. Nach WOLFF umgeben sich die jungen Knäuel - aus verschlungenen Seitenzweigen von Stammhyphen entstanden - mit einer Membran, die sich nach innen fortsetzt und auf diese Weise das Knäuel kompartimentiert. Erst nach Ausdifferenzierung der Hauptsporen (l.c.p.690) "... treten die eigenthümlichen sporenartigen Anhängsel auf. Es legen sich nämlich in verschiedener Anzahl und an beliebigen Stellen Fäden des umgebenden Myceliums fest an das junge Sporenhäufchen an; ..." Etwa 60 Jahre später kommen STAKMAN & al. (1933) zu einem ähnlichen Befund bezüglich der Herkunft von Hauptsporen und Nebensporen betrifft. Die sterilen Zellen entstammen hyphalen Ästen, die um die Hauptsporen herum wachsen und sich an diese anheften.

Die eigenen Untersuchungen an zwei Arten der Gattung Ginanniella und acht Vertretern von Urocystis RBH. ergaben folgende Resultate. Zur Sporenbildung übergehende Hyphen sind keineswegs reicher septiert als die asporogenen Abschnitte. Auffallend ist aber, daß sie stärker verzweigt sind. Die Bezeichnung 'Verzweigung' ist in diesem Zusammenhang allerdings nicht im herkömmlichen Sinne zu werten. Was hier lateral an Hyphen entsteht ist eher als lappenartige Ausbuchtung oder Ausbeulung zu bezeichnen. Hyphen vor der Sporenbildung zeigen dieses Charakteristikum nicht. Die genaue Anzahl der Hyphen, die eine Sporenballeninitiale darstellen, kann meistens nur ungenau oder gar nicht festgelegt werden. Es spricht aber vieles dafür, daß es in einigen Fällen oft nur eine Hyphe ist, die durch entsprechende Vergrößerung und Bildung von lateralen Auswüchsen sowie Einkrümmung und Verknäuelung eine Sporenballenanlage bildet. Konsequenterweise müssen dann - vornehmlich bei Arten mit sehr vielen Einzelsporen - im Verband des Sporenballens zahlreiche Kern- und Zell-

teilungen ablaufen. Diese Vermutung äußerte bereits 1882 WORONIN aufgrund seiner Untersuchungen an Tuburcinia trientalis. Der Ablauf hierbei ist vermutlich der, daß zahlreiche Kerne entstehen, die auf das das umgebende Plasma einen Einfluß ausüben, so daß sich dieses um jene aggregiert. Auf diese Weise entstehen abgegrenzte Plasmaportionen im jungen Sporenknäuel, ohne daß bereits Septen erkennbar wären. Sie werden erst später eingezogen. Die Hyphenwand ist nicht immer gleich stark gelatinös, so daß in vielen Fällen eindeutige Angaben gemacht werden können. Selbstverständlich werden nur sie hier berücksichtigt. Häufig werden die Konturen im Sporenballen aber auch durch die zahlreichen und stark reflektierenden Ölkörper verwischt.

In ihrer Reife schon weit fortgeschrittene, aber noch nicht pigmentierte Sporenballen lassen nach entsprechenden Färbungen zahlreiche Kerne erkennen (z.B. Abb. 143). Jeweils zwei nahe zusammenliegende Kerne lassen vermuten, daß jede Zelle = Spore des Sporenballens dikaryotisch ist. Hyaline Zellen, d.h. Nebensporen, lassen sich zu diesem Zeitpunkt noch nicht unterscheiden. Konkret bedeutet dies, daß die Entstehung der Nebensporen nicht an extra oder kurzen Seitenästen erfolgt und insofern später, als sie sich erst im Verband eines Sporenballens herausdifferenzieren, der zentral bereits dikaryotische Zellen enthält. Was zur Hauptspore oder Nebenspore wird, ist mit sehr großer Wahrscheinlichkeit nur durch die Lage im reifenden Sporenballen bedingt. Die zentralen Zellen weisen lange zwei Kerne auf, oft aber auch nur einen. Vielleicht läuft in der physiologisch festgelegten, aber morphologisch noch nicht reifen Spore bereits die Karyogamie ab. Theoretisch könnte für peripher liegende Zellen, die nur noch einen Kern enthalten, der gleiche Vorgang gefordert werden. Da diese Zellen im ausdifferenzierten Zustand aber keine Kerne mehr enthalten, liegt der Schluß näher, daß bei diesen 'einkernigen' Zellen bereits ein Nucleus degeneriert ist und der noch sichtbare ebenfalls bald zugrunde geht (vgl. hierzu GRAYSON & LACY 1975). Hinweise darauf, daß die Nebensporen den Hauptsporen als Nahrungsquelle dienen könnten, ließen sich nicht finden. Eine Wertung des zweiten Sporenbildungsmodus, wie er bei Gin. primulicola in vitro zu beobachten ist, kann derzeit nicht getroffen werden. Die Sporenbildung läuft hier über Konidien bzw. selten über ein sehr begrenztes Mycelstadium ab. Es wäre theoretisch denkbar, daß Sporenballen über seitlich ausprossende Konidien gebildet werden, die dann die einzelnen Sporen darstellen würden (vgl. Abb. 44c). KÜHN (1892) berichtet folgendes (l.c.p. 113): "... und ich fand sogar, was ich früher nie beobachtet hatte, in einem Staubbeutel neben Paipalopsissporen (Anm.: KÜHNs Bezeichnung für die NFF von Gin. primuli-

cola Konidien ist hier mit Sporen gleichzusetzen!) Urocystissporen in jugendlicher Entwicklung, aber in ihrer Beschaffenheit deutlich erkennbar vor." Ob aus der Tatsache, daß KÜHN hier Konidien und Sporen gleichsetzt, auf die Entwicklung der 'Sporen' über Konidien rückgeschlossen werden darf, muß offen bleiben. Denn KÜHN macht hierüber keine näheren Angaben. Und die Frage bleibt mehr denn je offen, wenn man gleiche Vorgänge bei Thec. sem.-conv. betrachtet. Auch hier werden in den Antheren Sporenballen angelegt, die aber auf die gleiche Weise entstehen wie im Fruchtknoten. Die zahlreich an den Antheren entstehenden Konidien haben hierauf keinen Einfluß. Bleibt noch zu erwähnen, daß die Nebenfruchtform bei Gin. primulicola an den Filamenten gebildet werden und nicht direkt an den Antheren (vgl. Abb. 30b und Abb. 31).
Wie schon weiter oben angedeutet, kann von der Untersuchung nur einer Art der Ustilagineen nicht auf eine ganze Gruppe geschlossen werden. Doch wäre es durchaus denkbar, daß das auf der Einzelsporenstufe zutreffende Differentialmerkmal bezüglich der Sporenbildung zwischen den Ustilaginales und Tilletiales auf dem Niveau von Sporenballen entweder nicht mehr zutrifft oder zumindest stark verwischt wird.

Morphologie der Sporenballen

Nach Angaben von DURAN (1973) bildet nahezu die Hälfte der (bis dahin bekannten) Brandpilzarten als Teliosporen keine Einzelsporen, sondern mehr oder weniger große Sporenballen aus.
Die Abänderungen im Aufbau des Ballens sind dabei mannifgach (ZAMBETTAKIS 1971, ZAMBETTAKIS & JOLY 1975, DURAN 1973): Entyloma-Arten, die Sporenballen nur vortäuschen (ZOGG & SCHWINN 1971); 2-sporige: Mycosyrinx oder Schizonella, Schroeteria; Sorosporium und Thecaphora bilden Sporenballen aus, die nur aus fertilen Sporen bestehen. Bei Dermatosorus und Doassansia werden zentrale fertile Zellen von einer semipermanenten (Dermatosorus) bzw. geschlossenen Schicht steriler Zellen umgeben (Doassansia). Bei Doassansiopsis sind die Verhältnisse gerade umgekehrt (THIRUMALACHAR 1947), als ähnlich ist Tracya anzusehen; unregelmäßig verstreute sterile Elemente zwischen fertilen Sporen im Sporenballenverband kennzeichnen Burrillia (THIRUMALACHAR 1947, THAKUR 1976) und Tolyposporium. Bei Zundelula kommen schließlich neben sterilen und fertilen Zellen noch Hyphenelemente hinzu (THIRUMALACHAR & NARASIMHAN 1952). Recht bizarre Sporenballen bildet die Gattung Narasimhania aus (THIRUMALACHAR & PAVGI 1952), in der die fertilen Sporen in ganz besonderer Weise angeordnet

sind. Polysaccopsis (HENNINGS 1898) und Ustacystis (ZUNDEL 1945) schließlich bilden mit zentral liegenden Hauptsporen und peripheren Nebensporen Sporenballen aus, die denen von Ginanniella und Urocystis sehr ähnlich sind.

Die einzige hier untersuchte Ustilaginee ist Thecaphora sem.-conv. (obwohl auch deren Stellung bei den Ustilaginales s. str. umstritten ist, vgl. FISCHER v. WALDHEIM 1869/70, BREFELD 1883, SCHRÖTER 1889, SCHELLENBERG 1911, GÄUMANN 1926). Die Sporenballen von Thecaphora werden als kompakt und nur aus fertilen Sporen bestehend beschrieben (ZAMBETTAKIS & JOLY 1975). Die Anzahl der Sporen pro Sporenballen ist sehr variabel: hier mit ca. 15 angegeben (Tabelle 3), zählte WORONIN (1882) bei der gleichen Art ca. 20; sie kann allerdings innerhalb der Gattung mit ca. 50 Sporen pro Sporenballen bei Thec. cornuata, 75 bei Thec. cuneata und ca. 120 bei Thec. molluginis beträchtlich groß werden (ZAMBETTAKIS & JOLY 1975). Die untere Grenze wird mit ca. 3 – 8, z. B. Thec. solani, Thec. trailii etc. erreicht. Entsprechend variieren die Durchmesser der Sporenballen. Der geringste Wert mit 20 µm ist etwa mit Thec. apicis repräsentiert, die Obergrenze liegt bei 100 µm (Thec. lupini, Thec. molluginis) oder 125 µm bei Thec. thornberi. Die untersuchte Art liegt mit maximal 50 um großen Sporenballen etwa in der Mitte der bei ZAMBETTAKIS & JOLY (1975) angegebenen Tabelle und ungefähr auf gleicher Höhe mit Thec. affinis, Thec. desmodii, Thec. leptocarpi, Thec. mauritiana, Thec. pimpinellae, Thec. solani und Thec. trigonellae.

Die Sporenballen der Thecaphora-Arten werden meistens mit Arten der Gattung Sorosporium verglichen. Natürlich wird stets die leichte Zerbrechlichkeit der Sorosporium-Sporenballen hervorgehoben. Doch sind auch dort die Sporenwände an den Kontaktseiten weniger stark warzig oder überhaupt glatt, als dies an den freien Außenflächen der Fall ist. Dieses Charakteristikum trifft auch für Arten der Gattung Tolyposporium zu (WORONIN 1882). Deren Sporenballen zerbrechen nicht leicht und daß sie denen der Thecaphora nicht unähnlich sind, zeigt die Tatsache, daß sich manche Tolyposporium-Arten als Vertreter von Thecaphora FINGERHUTH erwiesen haben. Schließlich sind nicht leicht zerfallende Sporenballen, die nur aus fertilen Sporen mit glatten Wänden an den Kontaktseiten bestehen, für Glomosporium KOCHMANN (1939) ebenfalls typisch. Im Gegensatz zu Tolyposporium wird aber Glomosporium zu den Tilletiales gestellt.

Ultrastrukturelle Aufnahmen zeigen, daß für den festen Zusammenhalt der einzelnen Sporen eine Schicht verantwortlich ist, die mit der Sporenwand in keinem Zusammenhang steht (Abb. 25d, e, f) Wie schon weiter oben erwähnt, könnte sie ontogenetisch der äußersten Partie der bei der Sporenbildung ver-

schleimenden Hyphenwand entsprechen. Angaben von DURAN (1982) zufolge bleiben bei Thec. mexicana und Thec. neomexicana auch die reifen Einzelsporen in eine gelatinöse Matrix eingebettet. Vor diesem Hintergrund ist eine Angabe THIRUMALACHARs & al. (1967) über Tolyposporella erwähnenswert. Der Zusmmenhalt der Einzelsporen kommt hier dadurch zustande, daß das Epispor gelatinös wird und mit dem der Nachbarspore sich verbindet (1.c.p. 391) ..."thus contributing a cementing material to forme the spore ball." Das Epispor entspricht nach den Angaben SCHRÖTERs (1889) - auf die der Originalbeschreiber von Tolyposporium, WORONIN 1882:575, in einer Fußnote verweist - dem Exospor oder der äußersten Sporenwandschicht. Die Sporenwand setzt sich aus Exo- und Endosporium zusammen, wobei das Exosporium die Warzen bildet.

Ein prominentes Merkmal von Thec. sem.-conv. ist weder in der Originalbeschreibung der Art (DESMAZIÈRES 1827 in DUBY 1830) noch der Gattung (FINGERHUTH 1835) und auch nicht in der Umkombinierung durch ITO (1935) beschrieben; auch in neueren Arbeiten bleibt es - obwohl abgebildet - unerwähnt (VÁNKY 1985). Den Keimporus hat m. W. erstmals WORONIN 1882 beschrieben als einen "runden, stachellosen Fleck, der nicht allein durch sein Aussehen, sondern auch durch seine Funktion den Keimporen der Uredosporen völlig entspricht". Ähnlichkeiten zwischen Thecaphora FING. und bestimmten Rostpilzen scheinen nicht nur auf die Keimporen beschränkt zu sein. THIRUMALACHAR & al. (1967): "The spore ball of Thecaphora is comparable to the telial head of the rust, Ravenelia." Wenn BREFELD (1883:135) bei Thec. lathyri von feinen Öffnungen in der braunen Sporenmembran spricht, sind damit vermutlich ebenfalls Keimporen angesprochen. In Zusammenstellungen etwa bei BUBAK (1916), ZUNDEL (1953), ZAMBETTAKIS & JOLY (1975) und wie erwähnt bei VÁNKY (1985) - Ausnahmen sind LIRO (1938) und SCHELLENBERG (1911) - werden Keimporen als Merkmal auf Gattungs- oder Artebene nicht angeführt, so daß vor diesem Hintergrund keine Schlüsse auf generelles Fehlen oder Vorhandensein gezogen werden können. Als systematisch relevantes Merkmal, wie es bei Uredosporen von Puccinia- und Uromyces-Arten benutzt werden kann (ARTHUR & FROMME 1915, CUMMINS 1936), dürften Keimporen bei Brandpilzen schwerlich herangezogen werden können.

Einer Aufstellung von ZAMBETTAKIS & JOLY (1975) zufolge ist das Wirtsspektrum der Thecaphora-Arten breit gestreut: vor allem die Leguminosen, Cyperaceen und Compositen werden befallen; bedeutend weniger Arten pro Familie aber mit ungefähr der gleichen Artenzahl an Parasiten werden die Amaranthaceen, Rubiaceen und Convolvulaceen befallen; auf die folgenden Familien entfällt oft nur eine Art: Nyctaginaceae, Primulaceae, Poaceae, Restionaceae, Aizoaceae, Umbel-

liferae, Polygonaceae, Solanaceae, Cardueae. Die Art des Befalls ist zwar für bestimmte Arten spezifisch, aber innerhalb einer Gattung sehr variabel: Sporenlager sind im Blütenbereich, in Ovarien, auf Blättern, an Stengeln und sogar unterirdisch auf den Sproßknollen der Kartoffel zu finden.

Im Gegensatz zu Thecaphora-Arten sind die Sporenballen von Ginanniella und Urocystis aus fertilen und sterilen Zellen zusammengesetzt. Wie aus der Zusammenstellung von Tabelle 3 hervorgeht, schwankt die Anzahl der Hauptsporen und Nebensporen innerhalb und zwischen beiden Gattungen beträchtlich. Es ist notwendig, an dieser Stelle den Begriff 'sterile Zellen oder Sporen' näher zu erläutern. Diese Bezeichnung wird von THIRUMALACHAR (1944) für Mundkurella heptapleuri, MUNDKUR & THIRUMALACHAR (1946) für Sphacelotheca bursi und von THIRUMALACHAR & PAVGI (1952) für Tilletia narasimhanii, Till. digitaricola sowie Sphacelotheca mysorensis auf einzeln liegende, hyaline Zellen angewandt, die den fertilen Einzelzellen = den Sporen untergemischt sind. Von sterilen Sporen wird in dieser Arbeit dagegen nur dann gesprochen, wenn sie sich neben fertilen im Verband eines Sporenballens befinden.

Die Anzahl der Nebensporen scheint bei den Arten der Gattung Ginanniella ungleich höher zu sein als bei den untersuchten Urocystis-Arten. Setzt man aber ihre Zahl mit der der fertilen Sporen in Beziehung, dann dürfte das Verhältnis nahezu gleich sein. Die starke Deformierung der hyalinen Zellen, Nebensporen, bei Gin. trientalis dürfte mit der Größe des Sporenballens insgesamt zusammenhängen. Ganz außen liegende Nebensporen zeigen zudem noch deutlich die blasige Gestalt, wie sie bei typischen Urocystis-Nebensporen anzutreffen ist. Eine annähernd richtige Zahl der Nebensporen von den Gin.-Arten anzugeben, ist nicht möglich. Der cytoplasmatische Inhalt fertiler Sporen ist auch bei gequetschten Sporenballen wegen der Dicke der Zellwand nicht immer eindeutig zu sehen. Die Dicke der Zellwand liefert ebenfalls kein Differentialmerkmal (MAGNUS 1879). Bei den Urocystis-Arten bereitet die Unterscheidung von Hauptsporen und Nebensporen keinerlei Schwierigkeiten. Unterschiede betreffen bei den Nebensporen lediglich ihre Anzahl. Infolgedessen ist die Hülle um die Hauptsporen kontinuierlich bis unterbrochen. Auch im feinstrukturellen Bereich sind zwischen den Nebensporen der einzelnen Arten keine Unterschiede festzustellen. Dies trifft mit einer kleinen Einschränkung ebenfalls für die Wand der Hauptsporen zu. Sie ist stets aus einem Exo- und einem Endosporium aufgebaut. Bei Ur. ranunculi und Gin. primulicola sind die beiden Schichten ungefähr gleich dick, bei Ur. eranthidis ist das Endosporium zuweilen dünner, ansonsten ist aber das Endosporium durchgehend dicker als das Exosporium. Gin.

primulicola und Gin. trientalis bilden insofern eine Ausnahme als das Endospor bei Gin. primulicola weniger deutlich, bei Gin. trientalis auffallend noch einmal in sich geschichtet bzw. lamelliert erscheint. Der Übergang von Exo- zu Endosporium ist manchmal deutlich, manchmal fließend. Bei Ur. eranthidis und Ur. ficariae ist dem Exosporium noch eine Schicht aufgelagert. Vermutlich handelt es sich dabei um eine Ausdifferenzierung des Exospors (Abb. 129c, d). Das Vorhandensein von drei Hauptsporenwand-Schichten, die zusätzlich von einer Matrix bedeckt sind, durch die die Nebensporen besser anhaften (GRAYSON & LACY 1975), konnte nicht bestätigt werden, ebensowenig die Zweischichtigkeit der Nebensporen-Wand.

Die oberste Grenze der Größe von den untersuchten Urocystis-Sporenballen liegt bei ca. 40 µm (vgl. Tabelle 3). Damit überschneiden sich die Größenwerte der Sporenballen von Urocystis- und Ginanniella-Arten eindeutig (Ur. galanthi, Ur. ranunculi, Ur. syncocca - Gin. primulicola, Gin. trientalis). Noch deutlicher fallen die Grenzwerte der Sporenballengröße bei anderen Arten, z.B. Ur. corralloides, Ur. hypoxys, Ur. flowersii bzw. wenn man sich nach dem CIFERRIschen Gattungskonzept richtet, zusätzlich Ur. paridis, mit der von Ginanniella-Arten zusammen. Auch bezüglich der Nebensporen-Anzahl läßt sich eine Reihe herstellen: Ur. anemones oder Ur. ranunculi besitzen oft gar keine Nebensporen - eine unterbrochene Nebensporen-Hülle und damit eine höhere Anzahl ist z. B. für Ur. colchici oder Ur. agropyri charakteristisch, wobei Ur. agropyri oft schon eine kontinuierliche Nebensporen-Hülle besitzt - Ur. coralloides und Ur. paridis können bis zu 200 Nebensporen besitzen (LIRO 1922).

Sporenballen kommen nach einer Zusammenstellung von VÁNKY (1981) auffallend gehäuft dort vor, wo Sumpf- und Wasserpflanzen parasitiert werden: Burrillia, Doassansia, Doassansiopsis, Nannfeldtiomyces, Narasimhania, Pseudodoassansia und Tracya. Dort bildet die spezielle Anordnung fertiler und steriler Sporen sowie hyphaler Elemente u.a. ein Kriterium für die Umgrenzung von Gattungen. Die luftführenden Nebensporen verhelfen den freigesetzten Sporenballen dazu, die Wasseroberfläche zu erreichen. Das gleiche Merkmal, nämlich die verbreitungsbiologische Relevanz, wurde verschiedentlich als ein zusätzliches Differentialmerkmal zwischen den diskutierten Gattungen herangezogen (SCHELLENBERG 1911). Danach werden die Urocystis-Sporen generell durch den Wind verbreitet, die Sporenlager öffnen sich, die Sporenmasse ist pulvrig. Sie besitzen Flugapparate in Form lufthaltiger Nebensporen. Bei Ginanniella werden die Sporen nicht durch den Wind verbreitet, sondern durch Zersetzung des Wirtsorganismus passiv freigesetzt. Hier existieren daher geschlossene Sporenlager und es

werden reichlich Konidien erzeugt.

Daß diese Trennung nicht überall streng durchgehalten werden kann, zeigt eine Zusammenstellung von Wirt- und Befallsart (Tabelle 4). Die Tabelle ist sicher nicht vollständig, doch dürfte sie die Verhältnisse ungefähr richtig wiederspiegeln. Nach der CIFERRIschen Gattungsumschreibung beschränken sich Samenbrände mit einer Nebenfruchtform auf die Primulaceen. Die Arten der Gattung Urocystis verteilen sich mit 26 % und 29 % ungefähr zu gleichen Teilen auf Ranunculaceen und Poaceen, mit 22 % auf die Liliales; weitaus weniger Arten parasitieren die Juncaceen, Cruciferen, Cyperaceen, Violaceen und Rosaceen. Der Rest verteilt sich mit z. T. nur 1 Art auf die angegebenen Familien. Die Art des Befalls scheint nicht wahllos gestreut zu sein: Blatt- und Stengelbrände kommen vor allem auf Ranunculaceen, Poaceen und Liliales vor, Ovarienbrände sind auf Violaceen, Amaryllidaceen, Primulaceen und möglicherweise auch auf die Poaceen verteilt. Eine auffällige Häufung von Wurzelbränden ist bei den Cruciferen zu beobachten; doch kommt diese Art des Befalls auch bei Polemoniaceen, Orobanchaceen und Pirolaceen vor.

Bei den Rostpilzen zeigt sich wiederholt, daß natürlich abgrenzbare Gruppen ein differenziertes Wirtsspektrum aufweisen (SAVILE 1971); darüber hinaus der Befall durch einen Rostpilz für Pflanzensystematiker ein wertvoller Hinweis für die Einordnung einer Pflanzenart in eine bestimmte Gruppe sein kann (HIJWEGEN 1979; SAVILE 1954, 1979). Das Wirtsspektrum der Gattung Urocystis ist schwer interpretierbar. Die meisten Pflanzensystematiker stimmen darin überein, daß die Monocotyledonen mit ihrer festgelegten Anzahl von Blütenorganen in den Basisgruppen gegenüber den Dikotyledonen, die in den basalen Gruppen vorwiegend unfixierte Verhältnisse aufweisen, phylogenetisch jünger sind. Daß Parasiten in enger Beziehung zu ihren Wirten eine Co-Evolution durchlaufen haben, wurde für die Rostpilze mehrfach nachgewiesen (SAVILE 1968, 1971). Dabei zeigen auf phylogenetisch älteren Wirtsgruppen vorkommende Rostpilze ursprünglichere Merkmale als diejenigen, die auf abgleiteten Arten parasitieren. Geht man davon aus, daß das unter Tabelle 4 zusammengestellte Wirtsspektrum für Urocystis RBH. repräsentativ ist, dann würde ein höherer Prozentsatz auf den Monokotylen vorkommen. Dies könnte auf zweierlei Art und Weise erklärt werden: 1. Es wurde primär die Dikotylen-Gruppe parasitiert und sekundär die Monokotylen oder 2. genau umgekehrt. Eine Klärung dieser Frage kann nur über den Vergleich ontogenetischer Merkmale möglichst vieler Arten und die Prüfung eventuell bestehender Verwandtschaftsverhältnisse mit anderen Gruppen führen.

Sp. Art / ballen-morphologie	Gin. primulicola (Abb. 54)	Gin. trientalis (Abb. 74)	Urocystis galanthi (Abb. 82)	Urocystis colchici (Abb. 94)	Urocystis ranunculi (Abb. 103)	Urocystis anemones (Abb. 113)	Urocystis eranthidis (Abb. 122)	Urocystis ficariae (Abb. 129)	Urocystis syncocca (Abb. 136)	Urocystis agropyri (Abb. 145)	Thecaphora sem.-conv. (Abb. 25)
Anzahl der HS/Sp.ballen	7-15(?)	19-43	1-2 (-3-4)	1-3 (-4)	1-2 (-3)	1 (-2)	1-2 (-3)	1-2 (-3-4)	1-6 (-9)	1-2 (-3)	ca. 15
Nebensporenhülle	kontinuierl. (-zweisch.)	kontinuierlich (?)	meistens kontinuierl.	+ kontinuierlich	1-3 (-6) unterbr.	0-8 unterbroch.	+ kontinuierlich	+ kontinuierlich	unterbrochen	+ kontinuierlich	-
Größe der Hauptsporen	variabel	variabel	20 x 22 (17,5-25,2 x 17,5-24,5)	15,7 x 14,5 (8,5-16,8 x 12,5-17,5)	15,5 x 14 (11,5-16 x 10-20)	16 x 20 (10-16 x 10-22)	17,5 x 18,5 (15,4-21 x 15,5-21)	18,5 x 16 (15,5-23 x 14-18,5)	12 x 15,5 (7,5-14 x 11,5-19,5)	16,5 x 16 (10,5-19 x 12-19)	alle Sporen
Größe der Nebensporen	variabel	variabel, pleomorph	9 x 10 (6,5-15,5 x 5,5-14)	8,5 x 10,5 (5-14 x 5-13,5)	11,5 x 12 (7-12 x 7-16)	8 x 15 (5-10 x 8-17)	8 x 9,5 (5-14 x 5,5-14)	12 x 8 (7,5-15,5 x 5-11,5)	6,5 x 11 (4-9,5 x 7,5-15,5)	9 x 7 (5,5-12 x 5-10)	annähernd gleich
Größe der Sporenballen	51 x 62 (35-65 x 49-87,5)	56,5 x 50,5 (35-70 x 25-66)	30 x 35 (26,5-42 x 26,5-38,5)	29 x 34,5 (21,5-35 x 21,5-37)	29,5 x 30 (15-33 x 16-40)	15 x 38	30 x 29,5 (19-40,5 x 24-35)	33-28,5 (19,5-42,5 x 12-35,5)	24,5 x 31,5 (19-35 x 21-42,5)	27,5 x 25 (21-35 x 19-29,5)	25 x 50
Dicke d. Zellwand HS	1 - 3,5	0,5-	2,5	2	0,5 (-3)	1,5	0,5-1	1,5-2	1,5	2	
Dicke d. Zellwand NS	- 6,5	2,5	1,5	- 2,5	1,5	ca. 1	ca. 1	0,5-1	' 0,5	1	ca. 1
Feinstr. der HS-Wand	W1: hell W2: dunkel	W1: hell, geschicht. W2: dunkel	W1: hell '' W2: dunkel	W1: hell '' W2: dunkel	W1: hell " W2: dunkel	W1: hell '' W2: dunkel	W1: hell W2: dunkel + W2a	W1: hell W2: inhomogen + W2a	W1: hell '' W2: dunkel	W1: hell ' W2: dunkel	W1 ' W2
Feinstr. d. NS-Wand	ein-schichtig	ein-schichtig	ein-schichtig	ein-schichtig	ein-schichtig	ein-schichtig	ein-schichtig	ein-schichtig	ein-schichtig	ein-schichtig	-
Art des Befalls	NFF: Filam. HFF: Frkn.	NFF: Blatt HFF: Blatt, Stengel	Spatha, Laubbl., unterir. Bl.	Blätter u. Schutzhülle d. Zwiebel	Blätter, Stengel	Blätter, Stengel	Blätter, Stengel	Blätter, Stengel	Blätter, Stengel	Laubblätter, Blattscheid.	NFF: Antheren HFF: Frkn.
Wirtspflanze	Primula veris Primulaceae	Trientalis europaea Primulaceae	Galanthus nivalis Amaryllidac.	Colchicum autumnale Liliaceae	Ranunculus repens Ranunculac.	Anemone nemorosa Ranunculaceae	Eranthis hyemalis Ranunculac.	Ficaria verna Ranunculac.	Hepatica nobilis Ranunculac.	Alopecurus pratensis Poaceae	Convolvulus arvensis Convolvulac.

Tabelle 3: Zusammenstellung der Sporenballenmerkmale im lichtmikroskopischen und elektronenmikroskopischen Bereich sowie Nennung der Art des Befalls und der Wirtspflanzen bzw. Familien; alle Maße sind in µm angegeben.

Ginanniella CIFERRI		Primulaceae
emend. ULBRICH		Primulaceae
		Liliaceae
		Scrophulariaceae
Urocystis RABENHORST	ca. 26 %	Ranunculaceae
	ca. 29 %	Poaceae
	ca. 22 %	Liliales
	ca. 5 %	Juncaceae
	ca. 3 %	Cruciferae
	je ca. 2 %	Cyperaceae
		Violaceae
		Rosaceae
	Rest verteilt auf	Dioscoreaceae
		Melianthaceae
		Polemoniaceae
		Pirolaceae
		Orobanchaceae
		Oxalidaceae
		Scrophulariaceae
		Primulaceae
-Samen- und Blatt- bzw. Stengelbrände		Primulaceen
-Blatt- und Stengelbrände vor allem auf		Ranunculaceen
		Poaceen
		Liliales
Ovarienbrände		Violaceen
		Amaryllidaceen
		Primulaceen
		Poaceen (?)
Wurzelbrände		Cruciferen (gehäuft)
		Polemoniaceen
		Orobanchaceen
		Pirolaceen

Tabelle 4: Aufstellung des Wirtsspektrums und der Befallsart der untersuchten Ginanniella- und Urocystis-Arten.

Keimung der Sporen

Brandpilze sind Parasiten. Sie sind entweder obligat an einen Wirt gebunden oder nur zum Teil, d.h. ein mehr oder weniger längerer Abschnitt ihrer Ontogenie läuft unter saprophytischen Bedingungen ab. Arten der letzteren Gruppe keimen unter Laborbedingungen relativ leicht aus. Daß sich auch obligate Parasiten kultivieren lassen, also von der parasitischen zur saprophytischen Lebensweise übergehen können, ist bekannt und ist sogar in Bestimmungsschlüsseln vermerkt (COUCH 1938). Dennoch ist mit dem Begriff 'obligat' eine hohe Spezifität bezüglich der Nahrungsansprüche verbunden. Als obligater Parasit wird bei BROWN (1936) eine Art dann bezeichnet, wenn sie nur in enger Verbindung mit einem anderen, lebenden Organismus, von dem sie ihre Nahrung bezieht, existieren kann. YARWOOD (1956:116) vermerkt hierzu: " ... to culture means to grow indefinitely and to produce new adult individuals similar to those from which development started. ... obligate parasites are therefore those which can not be grown in axenic culture." Die spezifischen Ansprüche, die obligate Parasiten an ihre Umgebung stellen, sind oft der Grund dafür, daß Keimungs- oder Kultivierungsversuche entweder völlig scheitern oder nur dürftige Ergebnisse liefern. Vielleicht war auch dies der Grund dafür, daß bei einer ganzen Reihe der untersuchten Organismen keine Keimungsergebnisse vorliegen: Ur. agropyri, Ur. anemones, Ur. eranthidis, Ur. ficariae und Ur. syncocca.
Thecaphora seminis-convolvuli, erstmals als Poikilosporium Davidsohnii beschrieben (DIETEL 1897) und von CLINTON (1906) in die FINGERHUTHsche Gattung Thecaphora transferiert, bildet seine Sporenballen im Fruchtknoten von Convolvulus arvensis aus. Meistens werden durch den Parasiten nicht alle Samenanlagen im Fruchtknoten zerstört, wie schon BREFELD (1883:136) von Thec. lathyri berichtet. Im Ergebnisteil wurde bereits daraufhingewiesen, daß auch in den Antheren Sporenballen gebildet werden. Gleiches berichtet BRETT (1966) von Thec. deformans. Dies geschieht dort auf die gleiche Weise wie im Fruchtknoten und wie sie in vitro abläuft. Die Konidien haben auf die Sporogenese keinen Einfluß. Es darf jedoch bezweifelt werden, ob diese Sporenballen zur physiologischen Reife gelangen. Morphologisch entsprechen sie den im Fruchtknoten gebildeten vollkommen. In den Antheren befallener Blüten werden zwar normale Pollen ausgebildet, doch können diese nicht mehr verbreitet werden, da sich die Antheren nicht mehr öffnen. Dort entstehende Sporenballen könnten also erst beim Absterben der Wirtspflanze verbreitet werden.

Auch die im Fruchtknoten angesiedelten Sporenballen werden passiv freigesetzt, wenn die relativ kräftige Samenkapsel in der darauffolgenden Vegetationsperiode auseinanderbricht. Nun keimen aber frisch aufgesammelte Sporen ebenso wie überwinterte oder gar im Labor aufbewahrte. Tritt die Keimung bei Thec. sem.-conv. also schon in der Samenkapsel ein?

Einer Angabe von SCHILBERSZKY (1895b) zufolge sind die Samen befallener Früchte oft von einer Kruste keimender Sporenknäuel bedeckt. Eigene Beobachtungen ergaben, daß die ungeöffneten Samen bzw. deren harte ornamentierte Samenschale oft von einem weißen Mycelfilz überzogen ist. Die Kultivierung dieses Mycels war wegen zahlreicher Kontaminationen nicht möglich. Eine elektronenmikroskopische Untersuchung ergab aber, daß es sich um Hyphen eines nicht näher bestimmbaren Ascomyceten handelte. Die einfachen Septenporen besaßen einen 'pore-plug', zudem wiesen die Zellwände der Hyphen, die für Ascomyceten typische Zweigliederung auf. Die Frage nach einer Keimung in situ bedarf also einer neuerlichen Überprüfung.

Bei vielen Thecaphora-Arten ist die Keimung noch nicht beschrieben. Sehr ausführlich ist aber Thec. lathyri von BREFELD (1883:136; 1895:179) untersucht und illustriert worden. Danach bilden auskeimende Sporen einen Keimfaden, der apikal eine längliche, cylindrische Konidie abgliedert (Anm.: BREFELDs Terminologie ist vor dem Hintergrund zu sehen, daß er im Gegensatz zu DE BARY (vgl. 1864) in der Konjugation der Sporidien keinen Vorgang mit sexueller Bedeutung sieht). Der Fruchtträger sensu BREFELD wächst unter der 1. Konidie aus und bildet eine neue Konidie, welche die vorhergehende zur Seite schiebt. Die Konidien wachsen wieder zu Keimschläuchen aus, die oftmals miteinander fusionieren. An dem entstehenden Mycel beginnt nach BREFELD in Nährlösungen die Fruktifikation. Seitenzweige bilden in Luft die gleichen Konidien, wie sie aus den Sporen keimen. Anfangs trifft man mehr gabelige Konidienträger mit 2 Konidien, erst später solche mit 3 bis 4 und mehr Konidien. Daneben treten auch steril bleibende Hyphen auf.

Nach GÄUMANN (1926) wird bei Thec. deformans kein Promycel im strengen Sinn gebildet. Die Brandsporen keimen hier zu einem reichlich verzweigten Mycel aus, das an gabelig verzweigten Endigungen Sproßzellen abschnürt. Diese fallen leicht ab und wachsen zu neuen Mycelien aus. In Übereinstimmung damit steht eine Untersuchung von BRETT an der gleichen Art. Der Keimschlauch unterteilt sich in 3 oder 4 Zellen, von denen jede einen zarten Seitenzweig ausbildet. Diese Seitenzweige können miteinander fusionieren und neue Hyphen bilden. Charakteristisch sind nach BRETT das kurze Promycel und das Fehlen von Spori-

dien. BRETT fährt fort (l.c.p. 533): "In culture some of the hyphae produced delicate terminal conidia. These conidia formed smaller ovoid cells apically on short stalks or a second conidium arose before the first became detached. This process was sometimes repeated, so that clusters of conidia are formed, but no chains were produced."

Im systematischen Teil seiner "Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen" sellt WORONIN (1882) Thec. hyalina (=Thec. sem.-conv.) ebenfalls in eine Gruppe, deren Vertreter keine Sporidien bilden. Auch hier septiert sich der Keimschlauch und jede der Zellen bildet einen zarten Seitenzweig; die Seitenhyphen kopulieren miteinander und bilden erneut hyphenartige Auswüchse. Zur Kopulation gelangen stets nur die Hyphen nicht benachbarter 'Promycelzellen'.

Die eigenen Untersuchungen an Thec. sem.-conv. stimmen mit den Ergebnissen WORONINs in bestimmten Stadien überein und zeigen Anklänge an die Ergebnisse von BRETT (1966). Das unseptierte Promycel - sehr oft mit einer charakteristischen Anschwellung im basalen Bereich - kann einmal zu einer langen, septierten Hyphe auswachsen, bei der nur die apikale Zelle plasmatisch ist. Im anderen Fall entstehen an der Keimhyphe, in die das Promycel übergeht, plasmatische und hyaline Zellen. Sie verhalten sich wie die Promycelzellen WORONINs. Die seitlichen Hyphen nicht benachbarter Zellen kopulieren miteinander. Die daraus entstehende Hyphe wächst zu einem Mycel aus. An diesem Mycel bildet sich später an Lufthyphen eine Konidiengeneration aus (Abb. 27n, o), wie es schon bei der Keimung der Konidien beschrieben worden war. Die einkernigen Konidien entstehen selten in Ketten (Abb. 27o: Pfeile), eher in Büscheln nebeneinander.

Was ist nun bei diesem Keimungstyp als Promycel anzusprechen? Zum einen ganz sicher der noch unseptierte Keimschlauch, gleich wie lang er ist (Abb. 26 a, b, c, d). Als homolog kann ohne Schwierigkeiten auch noch die durch einige Rückzugssepten von der Spore getrennte Apikalzelle angesprochen werden (Abb. 26e, f). Diese Zelle aber kann schon im nächsten Entwicklungsstadien in plasmatische und hyaline Zellen unterteilt sein. Die vier plasmatischen Zellen des unter Abb. 26 h dargestellten Beispiels dürften die gleich aus der Reduktionsteilung hervorgegangenen Kerne enthalten wie das unseptierte Promycel (Abb. 26d), also je zwei verschieden determinierte Kerne - einem Dikaryen-Paar vergleichbar. Wenn sich dieses aufspaltet, dann können sich auch an Strukturen, die mit dem primären Keimungsgeschehen nichts mehr zu tun haben, ähnliche Strukturen entwickeln: Fusionsbrücken treten bei der Konidienkeimung von Thec. sem.-conv. auf (Abb. 147e1, e2), an Sekundärkonidien bei Gin. primulico-

la (Abb. 148: 11) und an den Hyphen der gleichen Art, die nach abgelaufener Sporidienkopulation entstanden sind (Abb. 57b, c). Ob es zur Aufspaltung der Paarkernphase bei diesen Organismen oder zu dem 'Auswachsen' des Promycels, wie es für Thec. sem.-conv. dargestellt wurde, in der Natur überhaupt kommt, ist noch nicht nachgewiesen. Parallelen zum Keimungsgeschehen bei Ustilago carbo, Ust. destruens, Ust. nuda, Ust. perennans oder Ust. violacea sind hier unschwer zu erkennen. Das Keimungsbild erinnert aber auch an Ust. avenae, Ust. hordei oder Ust. kolleri. Dort werden je nach Keimungsunterlage Sporidien gebildet oder sofort Kopulationsbrücken. Daß deren Bildung bei Thecaphora sem.-conv. verzögert und nicht in der klaren Form wie bei Ustilago-Arten einsetzt, könnte ein Hinweis auf die wenig ursprüngliche Stellung der Art in der Gattung oder der Gattung im System sein. Doch bleibt dem entgegenzuhalten, daß eine nahe verwandte Art, nämlich Thec. lathyri, bei der Keimung an der Spitze ihrer einzigen (unseptierten!) Promycelzelle nur ein Sporidium abschnürt. Ohne Frage liegt bei Thec. sem.-conv. ein Organismus vor, der Sporidien nicht mehr zu bilden vermag. Ihnen entsprechende Gebilde sind bei WORONIN (1882) und BRETT (1966) sicher die seitlichen Keimfäden. Vermutlich ist das auch hier der Fall. Das Promycel dürfte so aussehen, wie es bei WORONIN abgebildet ist. Unter nicht natürlichen Bedingungen können die Kopulationsvorgänge wahrscheinlich hinausgezögert werden. Berücksichtigt man die Anzahl der Kerne, dann ergibt sich ein neuer Aspekt bei der Definition des Promycels. Die Kernzahl der eindeutig als Promycel anzusprechenden Keimschläuche beträgt maximal 4 (Abb. 26d). Mehr als 4 Promycelkerne sind für Arten der Gattung Tilletia (z.B. RAWITSCHER 1922) oder Melanotaenium (SINGH & PAVGI 1973) u.v.a. typisch. Ebenso typisch ist aber, daß die erforderlichen Kernteilungen nur im Promycel ablaufen. Hier wurden aber in den eindeutig homologen Gebilden maximal 4 Kerne gezählt (Abb. 26d, f). Alle hierauf folgenden Stadien müßten daher bereits als eine Weiterentwicklung angesprochen werden.

BRETTs (1966) Untersuchungen an Thec. deformans, WORONINs (1882) und die eigenen Ergebnisse an Thec. sem.-conv. zusammengenommen, legen den Schluß nahe, daß es sich bei der verlängerten und nicht in ihrer ganzen Länge plasmatischen Keimhyphe funktionell um ein Promycel handelt. Das Auseinanderziehen der 'Promycelzellen' wird als eine Erscheinung angesprochen, die aus den in vitro-Bedingungen resultiert. Eine sichere Interpretation dieses Keimungsbildes oder der Stellung von Thec. sem.-conv. in der Gattung kann erst nach der Untersuchung einer angemessenen Artenzahl getroffen werden. Das trifft auch für die Zuteilung in eine der beiden Brandpilzgruppen zu, denn diese

Gattung wird bald zu den Ustilagineen, bald zu den Tilletieen gestellt. FISCHER v. WALDHEIM (1869/70) führt die ihm bekannten Thecaphora-Arten unter den zweifelhaften Ustilagineen an. Das Konzept SCHRÖTERS (1877, 1889) unterteilt die Brandpilze in Ustilaginacei einerseits und Tilletiacei andererseits. Letzere werden in die Tilletiei (mit Tilletia, Entyloma, Melanotaenium, Urocystis, Tuburcinia, Doassansia) und Thecaphorei (mit Schroeteria, Thecaphora, Sorosporium) geschieden. BREFELD (1883:134, +Taf. XI, Fig. 8–12; 1895:179), SCHELLENBERG (1911) und GÄUMANN (1926) rechnen Thecaphora ebenfalls zu den Tilletiales, da eine typische Gliederung des Promycels unterbleibt, wie u.a. BREFELD an Thec. lathyri zeigte. Die einzige hier vorhandene Promycelzelle bleibt unseptiert und gliedert apikal ein Sporidium ab. Reduziert man z.B. bei Ur. galanthi die Anzahl der Sporidien auf eins, bekommt man ein gleiches Bild. Eine Gliederung des Promycels findet aber nach WORONIN (1882) bei Thec. sem.-conv. unbestreitbar statt, weshalb er und DIETEL (1928), ZAMBETTAKIS & JOLY (1975) u. v. a. diese Gattung unter den Ustilaginales s. str. führen.

Unumstritten ist dagegen die Zugehörigkeit der Gattung Ginanniella zu den Tilletiales. Ungefähr ein halbes Jahrhundert nach der Gattungsbegründung führte WORONIN (1882) mit der von ihm ernannten Typusart, Gin. trientalis, Keimungsversuche durch. Die Keimung verläuft dort wie folgt: auf einem mehr oder weniger langen Promycel werden apikal bis zu acht Sporidien gebildet. Solche Konidien kopulieren in situ und bilden Sekundärsporidien. Diese werden auch ohne vorhergehende Kopulation gebildet. Die Sporidien beider Generationen lösen sich leicht vom Promycel ab, das - falls es noch Plasma enthält - feine Keimschläuche bilden kann ebenso wie die Sporidien erster, zweiter und dritter Ordnung.

Erste Notizen über Gin. primulicola finden sich bei PLOWRIGHT (1889). An einem kurzen Promycel entstehen ebenfalls Sporidien, die in situ eine zweite Sporidiengeneration erzeugen. Gelegentlich kopulieren die Sporidien zweiter Ordnung miteinander. Über die primären Sporidien schreibt PLOWRIGHT (1889): "The promycelial spores became septate and nucleate." PIROTTA (1881), COCCONI (1890) und BREFELD (1895:180) - beim letztgenannten Autor als Tubercinia primulicola bezeichnet - berichten ebenfalls von primären Sporidien, die ohne Kopulation eine zweite Sporidiengeneration erzeugen. Die abgefallenen Sekundärsporidien bilden nach den Zeichnungen COCCONIs (1890:Tav. II) ihresgleichen nach Art der Hefeknospung (1890:Tav. II,Fig.12). Ihre Auskeimung erfolgt mit unterschiedlich langen Keimfäden, die entweder "sporidii di second'ordine" bilden oder als "filamenti sterili" enden.

Eigene Untersuchungen ergaben die Bildung von bis zu fünf Sporidien pro Promycel. Kopulationen zwischen ihnen sind die Regel, gleich ob sie in situ auftreten oder erst nach der Ablösung vom Promycel. Länge und Bildungsort des Kopulationsschlauches sind nicht festgelegt. Die von BREFELD (1895) und COCCONI (1890) sowie PIROTTA (1881) vertretene Meinung, daß Kopulation zwischen den Sporidien nicht auftritt, trifft hier nicht zu. Ebensowenig, daß Kopulationen zwischen den Sporidien zweiter Ordnung vorkommen, wie PLOWRIGHT (1889) berichtet. Es hat den Anschein, als ob generell die Bildung mehrerer Sporidiengenerationen zugunsten der direkten Hyphenbildung zurücktreten würde. Die Sekundärsporidienbildung kann auch nicht als Charakteristikum der nicht zur Kopulation gelangten Sporidien angesehen werden (Abb. 56g). Nach der Ablösung vom Promycel bilden die Sporidien ohne oder mit vorhergehender Kopulation sofort Hyphen. Diese sind entsprechend ein- oder zweikernig. Durch kopulierende Hyphenzellen wird der monokaryotische Zustand z. T. sehr bald wieder aufgehoben (Abb. 57a, b, c). Die Frage, ob die dann entstehenden einkernigen Konidien an den einkernigen Hyphenzellen entstehen oder ob zu diesem Zweck Dikaryen aufgespalten werden, muß offen bleiben. Die Bildung der weiteren Konidienart entspricht morphologisch und physiologisch den bei der Keimung auftretenden Sekundärkonidien (Abb. 57g, h - s contra Abb. 148: 11 - 13). Sie sind ebenfalls septiert und weisen die gleiche karyologische Besonderheit auf. Desgleichen finden hier Kopulationen zwischen den einzelnen, einkernigen Zellen statt.

Die Septierung von Verbreitungseinheiten, im weitesten Sinne verstanden, ist auch innerhalb anderer Gruppen zu beobachten: So sind die Basidiosporen der Dacrymycetales, Exobasidiales, Septobasidiales und Cryptobasidiales septiert (OBERWINKLER 1977, 1985). BREFELD (1908:15) interpretiert diese Septierung bereits als Keimungsgeschehen, also als eine Weiterentwicklung der Spore.

Septierte Konidien oder Basidiosporen sind innerhalb der Brandpilze weiter verbreitet. THIRUMALACHAR & DICKSON (1949) berichten von septierten, in diesem Falle dreizelligen Sporidien bei Entyloma scirpicola, LIRO (1938) bei Entyloma antennariae, PAVGI & SINGH (1970) bei Entyloma eleocharidis. Ihren Angaben zufolge wird durch die Septierung eine Aufspaltung der Dikaryophase in das haploide Stadium bewirkt. Gleiche Phänomene sind zudem für Ust. otophora (LIRO 1938) und Urocystis occulta (STAKMAN & al. 1934) bekannt. Die septierten Sporidien von Ur. occulta verhalten sich allerdings wie zwei getrennte Sporidien; sie sind damit der oben angesprochenen Septierung nicht vergleichbar. DURAN & SAFEEULLA (1968) zeigten septierte Sporidien bei Melanotaenium nolinae

auf. Nach ROGERS (1939) spiegelt sich die große Variabilität der Heterobasidiomyceten zum einen in ihrer Formenvielfalt der Basidie wieder und zum anderen in dem Vermögen der Basidiosporen gelegentlich oder regulär unterteilt zu werden.

Können septierte Verbreitungseinheiten ein Merkmal von taxonomischer Relevanz repräsentieren? Hierüber vermerken THIRUMALACHAR & DICKSON (1949:407): "The writers at present are not inclined to attach generic status to the presence of septate sporidia, but suggest that such structures may indicate phylogenetic relationships. Earlier workers like Neuhoff (1924), Janchen (1923) and Gäumann and Dodge (1928) particulary compared Septobasidium with forms like Tuburcinia among the smuts and thus traced the origin of the Ustilaginales from the Auriculariales. The presence of septate sporidium bearing sedondary sporidia as occuring in several species of Septobasidium might be compared with the apparently similiar condition in Entyloma scirpicola, Ent. antennariae, Ust. otophora, Ust. williamsii (GRIFF.) LAVROV, etc. and thus suggest the possible close relationship between the Ustilaginales and the Auriculariales."

Die Art der Keimung von Gin. primulicola stimmt in ihren Hauptzügen mit der von Gin. trientalis überein, wie sie von WORONIN (1882) beschrieben wurde. Hier scheint lediglich die Ausbildung einer Sekundärkonidiengeneration ausgeprägter zu sein. Die Bildung von Sekundär- und Tertiärkonidien nach der Ablösung der Primärsporidien vom Promycel scheint ebenfalls auf Gin. trientalis bechränkt zu sein. Ein sehr markantes Differentialmerkmal würde aber die Ausbildung der Mycelkonidien betreffen, die nach STEMPELLs (1935) Angaben - übrigens die einzigen in der Literatur hierüber gefundenen - als Schleuderkonidien ausgebildet werden. Der Vergleich mit gewissen Tilletia- und Entyloma-Arten bietet sich hier an.

Wie sieht nun das Keimungsbild bei den Urocystis-Arten aus bzw. was ist in der Literatur hierüber bekannt?

Uroystis anemones wurde 1917 von KNIEP ausführlich untersucht. KNIEP gelang es erstmals, die Ontogenie eines Brandpilzes in vitro von Spore zu Spore zu verfolgen. In der Spore findet hier Karyogamie und Reduktionsteilung statt, so daß diese sogar bei ausgesprosstem Keimschlauch vier Kerne enthält. Die Sporidien kopulieren noch auf dem Promycel; in der Folge entstehen dikaryotische Hyphen. Als eine Besonderheit hat DAS (1949) bei dieser Art ein septiertes Promycel festgestellt. Das zweigeteilte Promycel enthält in jeder Zelle zwei Kerne (DAS 1949:116, fig.31). Die von RABENHORST (1856) für die Gattung Uro-

cystis festgelegte Typusart, Ur. occulta, wurde erstmals 1873 von WOLFF untersucht. Seinen Angaben zufolge sind die zwei bis sechs Sporidien nur selten durch eine Brücke verbunden. Ihre Keimung erfolgt in situ durch feine Keimfäden, die sich von den Sporidien ablösen. Im Gegensatz dazu steht eine Arbeit von STAKMAN & al. (1933, 1934). Kopulationen zwischen Sporidien sind ihren Angaben zufolge die Regel. Die nach dem gleichen Schema wie Ur. anemones verlaufende Keimung weist folgende Besonderheiten auf: 1. Die Sporidien können septiert werden und jede der Zellen als Kopulationspartner anstatt einer Sporidie dienen. 2. Ohne vorhergehende Kopulation treten dikaryotische Sporidien auf. 3. Die Promycelien bilden nur zwei dikaryotische Sporidien aus. 4. Sporidien verschiedener Promycelien können miteinander kopulieren. 5. Sporidien ohne Kopulationspartner degenerieren generell. 6. Gelegentlich wird eine Kopulation zwischen Hyphenzellen beobachtet, und 7. ein Promycel kann direkt in eine lange Hyphe mit 3 Zellen auswachsen. Diese Zellen sind alle dikaryotisch; dabei kann die Dikaryotisierung durch Kopulation einer Zelle mit einer anderen desselben Keimschlauches erfolgen. Die genannten Mechanismen und der der Sporidienkopulation führen laut STAKMAN & al. (1933) dazu, daß innerhalb kurzer Zeit (48 Stunden) bei 99 % der Hyphen die Dikaryophase etabliert ist.
Bei der nahe verwandten Art, Ur. tritici, wurde von NOBLE (1924) gelegentlich Sporidienkopulation beobachtet. Die normalerweise einkernigen Sporidien werden beim Auskeimen ohne vorhergegangene Kopulation dikaryotisch.
Nach FISCHER (1942, 1943) und FISCHER & HOLTON (1943) sind Ur. agropyri, Ur. occulta und Ur. tritici als eine Sammelspezies zu betrachten. Doch scheint Ur. agropyri gegenüber den beiden anderen Arten ein Differentialmerkmal aufzuweisen. Im Normalfall wird bei der Keimung ein Kranz von Sporidien gebildet. Diese kopulieren untereinander (THIRUMALACHAR & DICKSON 1949). Manchmal entstehen nur zwei dikaryotische Hyphen anstelle der Sporidien. Im Gegensatz zu den beiden anderen Arten wird in Kulturen des öfteren eine Aufspaltung der Dikaryophase beobachtet, als deren Folge einkernige Zellen entstehen. Zudem gehen die Hyphen zur Bildung einkerniger Mycelkonidien über.
Von den Urocystis-Arten wurde ferner Ur. violae eingehender untersucht. Nach DANGEARD (1892) bildet diese Art acht einkernige Primärsporidien und später dikaryotische Sekundärsporidien. PRILLIEUX (1880) berichtet von 6 Primärsporidien, die in der Bildung der Sekundärsporidien aufgehen. Die Sekundärsporidien können sich ablösen. Nach BREFELD (1895:177) und PARAVICINI (1917) bilden bei Ur. violae die Primärsporidien auf Sterigmen eine zweite Sporidiengeneration. BREFELD sah mehrere Male hintereinander sich Sporidien auf Sterigmen bilden.

Diese Sporidien fallen niemals ab. Werden sie mechanisch abgelöst, dann keimen sie zu einem Mycel aus, das morphologisch gleiche Strukturen bildet. Die ersten karyologischen Untersuchungen stammen von RAWITSCHER (1922). Danach sind die Sporidien zweikernig und können neue Sporidien ausbilden. Dabei treten konjugierte Teilungen auf. Abweichend von BREFELD und PARAVICINI kommt nach RAWITSCHER auch bei Ur. violae die Paarkernigkeit durch feine Fusionsbrücken zustande, die aber wegen des büschelig-gedrängten Wuchses der Sporidien oft nicht wahrgenommmen werden.

Über Ur. colchici schließlich liegen recht unterschiedliche Angaben bezüglich der Keimung vor. WHITEHEAD (1921) beobachtete an einem ca. 50 um langen Promycel lateral die Bildung winziger Sporidien; diese können sich ablösen und vermehren sich dann durch Knospung. WHITEHEAD räumt ein, daß ein solcher Vorgang unter natürlichen Bedingungen nicht stattfindet. BLIZZARD (1926, 1926) sah aus den Sporen eine unterschiedliche Anzahl von Hyphenästen entstehen, die sofort zu Mycel auswuchsen. Sporidien entstanden dabei nicht, doch funktionierten die Hyphen als Oidien, indem jede von ihnen auszukeimen vermochte. BLIZZARD betonte, daß Kopulation zwischen den Hyphenzellen nicht auftrat.

TACHIBANA & DURAN (1946) beobachteten in Übereinstimmung mit ANDERSON (1921) bei Ur. colchici (= Ur. cepulae FROST) weder Sporidienbildung noch Kopulation zwischen Hyphenzellen. Die keimenden Teliosporen erzeugten +- oder --Haplonten, aber nicht beides. Solche Kulturen sind daher den 'monosporidial lines' anderer Brände vergleichbar. Folgerichtig schließen die Autoren daraus, daß Mycelien entgegengesetzten Geschlechts vor der Infektion eines neuen Wirtes kopulieren müssen. Auf ANDERSONs (1921) ausführliche Untersuchungen soll kurz noch eingegangen werden. Als Promycel bezeichnet der Autor hyaline, halbkugelige Vesikel. Diesem entspringen mehrere Hyphen, deren Anzahl acht nicht übersteigt. Die primären Hyphen werden bald septiert und an der Spitze jeder Hyphenzelle, also unterhalb des Septums, entspringt eine Seitenhyphe. Sie nehmen einen charakteristischen Winkel zur primären Hyphe ein, der es erlaubt, das Mycel dieses Brandpilzes, wo immer man es auch findet, von anderem Mycel zu unterscheiden. Mit zunehmendem Alter verengen sich die Hyphen im Septenbereich und runden sich ab, so daß sie Perlenketten gleichen (vgl.ANDERSON 1921:109, fig. 1u mit DURAN & SAFEEULLA 1968:234, fig. 7!). Konidienbildung am Mycel konnte ANDERSON nicht feststellen.

GRAYSON & LACY (1975) fanden aufgrund elektronenmikroskopischer Beobachtungen heraus, daß nicht die dikaryotischen Hauptsporen keimten, sondern die Nebensporen (von ihnen als "appendage cells" bezeichnet).

Aus den eigenen Untersuchungen über Ur. colchici ging hervor, daß der Keimschlauch in seinen Anfangsstadien oftmals tatsächlich einem kleinen Vesikel gleicht (Abb. 95e, f, k), der aber nicht mit dem bei BLIZZARD (1926: Plate 3, fig. 1-5) oder ANDERSON (1921:109, fig. 1, A-S) angegebenen verglichen werden kann. Nicht nur vor dem Hintergrund dieser Untersuchungen ist zu fragen, ob Ur. colchici (SCHL.) RBH. und Ur. cepulae FROST, wie mehrmals angegeben (z.B. GRAYSON & LACY 1975), tatsächlich die gleiche Art darstellen. Dem ungegliederten, höchstens mittels Rückzugssepten von der Spore abgegliederten primären Keimschlauch mit maximal vier Kernen steht der mit echten Septen versehene gegenüber (Abb. 95k, l, s?). Da dieser Keimschlauch ontogenetisch dem Promycel entspricht, würde somit ein septiertes Promycel vorliegen. Eine solche Gliederung des Promycels hat DAS (1949) für Ur. anemones beschrieben. Von den einzeln entsandenen Keimhyphen sind wiederum die zu mehreren entstandenen zu trennen (Abb. 95p - u). Es dürfte sich hierbei - eingeschlossen das unter Abb. 95v abgebildete Stadium - um Strukturen handeln, die einem Promycel mit Sporidien homolog sind. Eindeutig als Sporidien ansprechbare Gebilde sind i. d. R. nicht erkennbar; allenfalls bei Abb. 95v, wenn man annimmt, daß das Promycel unter der abfallenden Sporenballenhälfte lag. Vermutlich tritt bei Ur. colchici die Sporidienbildung zugunsten der direkten Hyphenkeimung zurück; das heben auch ANDERSON (1921) und BLIZZARD (1926) hervor. Generell ist die Verteilung der Kerne unregelmäßig, doch steht, statistisch ausgewertet, die Bildung einkerniger Hyphen im Vordergrund. Drückt man die Kernzahl aller in Abb. 95 abgebildeten Hyphen bzw. Hyphenzellen in Prozent aus, so ergeben sich ca. 43 % einkernige, ca. 26,6 % zweikernige, ca. 8,6 % drei und ca. 11 % vierkernige Stadien. Auch in den der Keimung folgenden Hyphenstadien überwiegt die Einkernigkeit; doch zeigen sich bereits in vitro Bestrebungen zur Etablierung des Dikaryons (Abb. 96: schwarze Pfeile). In vivo ist das junge und sporenbildende Mycel dikaryotisch.

Wo genau die Dikaryotisierung bei Ur. colchici in der Natur eintritt, ist unklar. Theoretisch könnte die Etablierung des Dikaryons erst nach der Infektion eines Wirtes stattfinden, obwohl normalerweise nur das zweikernige Mycel als das infektionsfähige angesehen wird. Aktiver Parasitismus in der Haplophase ist bei den Rostpilzen die Regel, aber auch Brandpilze können mit haploiden Sporidien in ihre Wirtspflanze eindringen, z.B. Doassansia sagittariae (HANNA 1929) oder mit Einschränkung Ust. maydis (RAWITSCHER 1914, SARTORIS 1921, HANNA 1929).

Die eigenen Untersuchungen bestätigen, was ANDERSON (1921), BLIZZARD (1926,

1926) oder TACHIBANA & DURAN (1964) für Ur. cepulae oder Ur. colchici bereits feststellten: Sporidien oder Konidien werden nicht gebildet, bestenfalls Oidienähnliche Verbreitungseinheiten (ANDERSON 1921:110). Die Ergebnisse von WHITEHEAD (1921) fanden nirgends in der Literatur Bestätigung; sie bedürfen daher einer neuerlichen Überprüfung.

Über die Keimung von Ur. galanthi liegen in der Literatur keine Angaben vor. Bei dieser Art entsteht ein relativ großes Promycel, das einkernige (Abb.83f, g p. pte.) und zweikernige Sporidien bildet (Abb. 83g p. pte., h). Die Sekundärsporidien scheinen dikaryotisch zu sein; Kopulation zwischen den Sporidien konnte nicht beobachtet werden. In vitro entstehen nach der Sporidienbildung vorwiegend dikaryotische Hyphen. Eine Konidiengeneration wird nicht gebildet, statt dessen zerfallen die Hyphen in einkernige Oidien. Sie keimen wieder aus und funktionieren auf diese Weise ebenfalls als Konidien. Fusionen zwischen Hyphenzellen etwa als Ersatz für die ausbleibende Sporidienkopulation wurde nicht beobachtet. Neben Promycel- und Sporidien tritt bei der Keimung auch direkte Hyphenbildung auf. Die Hyphen enthalten zwei (Abb. 83b) oder vier Kerne (Abb. 83c).

Ur. galanthi scheint damit einen der Ur. violae sehr ähnlichen Keimungstyp aufzuweisen. Auch dort fehlen Anzeichen einer Sporidienkopulation. Die Primärsporidien bilden in situ eine zweite Sporidiengeneration. Die Sekundärsporidien sind zweikernig und können wiederum Sporidien abgliedern, was allerdings bei Ur. galanthi nicht beobachtet worden ist.

Ur. ranunculi schließlich stimmt in seinem Keimungsverhalten mit Ur. anemones auf Anemone nemorosa (KNIEP 1917) und auf Ranunculus repens (DAS 1949) überein. Für Ur. anemones und Ur. ranunculi ist Ranunculus repens als Wirt bekannt. Die Morphologie der Sporenballen ist ebenfalls sehr ähnlich, wenn nicht identisch. Differentialmerkmale etwa bei LIRO (1938), ZUNDEL (1953) oder WINTER (1881) sind sehr vage. KNIEP (1917) gelangt zu der Auffassung, daß Ur. anemones eine Sammelspezies sei. Die auf verschiedenen Wirten vorkommenden Formen unterscheiden sich laut KNIEP lediglich dadurch, daß die Sporen ein unterschiedlich lange Ruheperiode haben.

Eine genaue Unterscheidung von Ur. anemones und Ur. ranunculi kann nur durch die Untersuchung der beiden Arten auf den Typuswirten, Anemone nemorosa und Ranunculus repens, geschehen. Das geschah in dieser Arbeit auch in allen Punkten, ausgenommen die Keimung. Eine endgültige Stellungnahme muß daher abgewartet werden.

Bei Ur. ranunculi steht eindeutig die Keimung über Promycel- und Sporidienbil-

dung im Vordergrund. In aller Regel kopulieren die Sporidien in situ sofort. Dadurch dikaryotisch geworden, gehen die Sporidien unmittelbar zur Bildung von Hyphen über, die somit ebenfalls dikaryotisch sind. Bei ungerader Sporidienzahl treten meist von vorneherein dikaryotische Sporidien auf, auch dreikernige sind vorhanden. Gelegentlich unterbleibt eine Kopulation und es entstehen nur Hyphen (Abb. 104u, v, w, x). Als Endprodukt der Keimung konnten ein-, zwei- und dreikernige Hyphen beobachtet werden, doch sind sie überwiegend zweikernig. Anastomisierende Hyphen lassen vermuten, daß sich hier wie bei Ur. occulta (STAKMAN & al. 1934) die Paarkernigkeit auf verschiedene Weise und erst allmählich einpendelt. Die Kultivierung indes scheint nicht leicht zu sein. Aus der Sporidienkopulation hervorgegangene - also vermutlich dikaryotische - Hyphen zeigen sehr bald Desorganisationserscheinungen des Plasmas. Der aus diesem Verhalten folgenden Annahme, daß Ur. ranunculi ein sehr gut angepaßter Parasit sei, steht die überraschend hohe Keimrate unter Laborbedingungen gegenüber.

Vergleicht man das Keimungsbild von Ur. ranunculi, Ur. galanthi, Ur. colchici und Gin. primulicola, dann läßt sich etwa folgende Reihe aufstellen: Ur. ranunculi und Gin. primulicola zeigen ein Keimungsverhalten nach dem Tilletia-Typ in der strengen Form. Die Dikaryophase wird überwiegend durch Sporidienkopulation eingeleitet. Während bei Ur. ranunculi auch direkte Hyphenbildung vorkommen kann, tritt bei Gin. primulicola bereits die Bildung von Sekundärsporidien auf. Bei Ur. galanthi werden Sekundärsporidien regelmäßig auf Primärsporidien gebildet, die niemals abfallen und niemals miteinander kopulieren. Ein Ecktyp wird schließlich von Ur. colchici repräsentiert: Sporidienbildung tritt zugunsten der direkten Auskeimung mit Hyphen in den Hintergrund. Trotz anfangs unregelmäßiger Kernverteilung scheint sich zunehmend die Einkernigkeit einzupendeln.

Haustorien

1884 schreibt DE BARY in seiner "Vergleichenden Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien" (S. 19):

> "Manche, Pilzen aus sehr verschiedenen Einzelgruppen angehörende, Faden-Mycelien zeichnen sich aus durch besondere Haft- und Saugorgane (Haustorien), d.h. eigenartige Zweige, welche die Befestigung des Myceliums an das Substrat und meist ... auch die Nahrungsaufnahme aus letzterem bewirken."

Da Haustorien bei obligaten Parasiten die einzigen Organe sind, die in engstem Kontakt mit den Zellen der Wirtspflanze stehen, gelten sie in erster Linie tatsächlich als Saugorgane, über die der Stoffaustausch zwischen Wirt und Pathogen stattfindet. AINSWORTH & BISBY (1966:177) definieren Haustorien folgendermaßen:

> "... a special hyphal branch, especially one within a living cell of the host, for the absorption of food."

Zusätzlich auf Ort und Art des Wachstums nehmen fast ausnahmslos alle Definitionen Bezug, die in jüngerer Zeit in der Literatur zu finden sind, so z. B. bei FULLERTON (1970:291):

> "The haustorium, a hyphal branch that terminates within a host cell, is accepted as being involved in physiological processes."

COFFEY & al. (1972:237) betonen eher den funktionellen Aspekt von Haustorien:

> "... haustorium as a specialized structure which has evolved in relation to the increasing use of the metabolites of the living host cell as an energy source for the pathogen."

BUSHNELL (1972:152) und LITTLEFIELD & HEATH (1979:127) definieren den Begriff des Haustoriums folgendermaßen:

> "The fungal haustorium is a specialized structure which is formed inside a living host cell as a branch of an extracellular (or intracellular) hypha or thallus, which terminates in that host cell, and which probably has a role in the interchange of substances between host and fungus."

Doch sind Haustorien offenbar nicht die einzig intrazellular vorkommenden Strukturen bei obligat parasitisch lebenden Organismen. So vermerken HOHL & SUTER (1976:1968) in einem Artikel über Phytophthora infestans, einem relativ hoch spezialisierten parsitischen Vertreter der Peronosporales (Oomycetes):

> "... that cells may not only harbor haustoria but also hyphae. ... These hyphae may traverse and then leave host cells or may terminate within them, though without developing all the characteristics of haustoria. We tentatively propose to call the former transcellular hyphae and the latter intracellular hyphae."

Auf die Unterscheidung von transzellularen und intrazellulare Hyphen wird später noch zurückzukommen sein. Die schon erwähnte Definition von BUSHNELLs Haustorienbegriff wird fortgesetzt mit der Bemerkung:

> "To produce a true haustorium, the fungus must penetrate the wall of the host cell, not merely invaginate it as some lichen fungi do. The terminal characteristic of the haustorium helps to distinguish it from intracellular hyphae (like those of the smut fungi) which are otherwise similar to haustoria."

FULLERTON (1970:291), auf den BUSHNELL sich in dem letzen hier zitierten Satz bezieht, kommt zu folgendem Schluß:

> "A similar role - i.e. die Steuerung physiologischer Prozesse - might be attributed to intracellular hyphae of the smuts, which have a similar structural relationship with the host cell. ... Therefore differences between 'haustoria' and 'intracellular'

hyphae in smuts are differences of degree of development rather than differences of kind."

In seinem Artikel zeigt BUSHNELL u.a., daß nicht nur bei obligat parasitischen Organismen Haustorien gebildet werden. Er greift ein paar Gruppen heraus und zählt auf: Falsche Mehltaue, die 'weißen' Rostpilze, Falsche Mehltaue sowie Rostpilze und mehrere verschiedene Krankheiten, die meistens von Ascomyceten verursacht werden. Desweiteren werden genannt: Flechten, endotrophe Mykorrhiza, Pilze, die von hyphal wachsenden Mycoparasiten parasitiert werden (Anm.: BUSHNELL bezieht sich hier auf Mucorales, deren Vertreter auf ihresgleichen parasitieren. Inzwischen sind jedoch aus den verschiedensten Gruppen der Pilze Mycoparasiten bekannt geworden.) und Zellen, die von nicht hyphal wachsenden, wasserbewohnenden Zygomyceten parasitiert werden (z.B. Chytridiomycetes). In einer gesonderten Notiz erwähnt er zusätzlich die vielzelligen Haustorien parasitisch lebender, höherer Pflanzen und die Haustorien-ähnlichen Strkturen, die interzellular von Arten der Laboulbeniales gebildet werden.

Obwohl die Bildung von Haustorien bei Pilzen offenbar ein verbreitetes Phänomen ist, konzentrierten sich die Untersuchungen in diesem Jahrhundert und besonders der letzten 20 Jahre - ausgenommen die jüngste Zeit - auf die folgenden Gruppen: Oomycetes - Peronosporales, Ascomycetes - Erysiphales, Basidiomycetes - Uredinales. In weitaus spärlicherem Umfange liegen detaillierte Untersuchungen über die Haustorien der Brandpilze vor sowie über andere Ascomyceten und Basidiomyceten. In dieser Arbeit wurden ausschließlich Brandpilze untersucht. Um die gefundenen Ergebnisse vor einem repräsentativen Hintergrund vergleichend kommentieren und interpretieren zu können, werden nachfolgend die Hauptcharakteristika der Haustorien bei einigen anderen Gruppen in Text und Bild kurz vorgestellt, wobei zu betonen ist, daß der jeweils vorgestellte Typ nicht für eine ganze Gruppe steht. Die spezielle Morphologie der Haustorien bedingt eine spezielle Terminologie. Homologe Begriffe werden daher der besseren Übersicht wegen nachfolgend in Tabelle 5 aufgelistet:

Begriff	Autor	Erklärung	untersucht an
collar	umgibt den basalen Teil eines Haustoriums		
	FRAYMOUTH 1956	basal portion of a ruptured sheath	Peronosporales
	BRACKER 1968	a deposit upon the wall	Erysiphe graminis
extrahaustoriale Matrix	Bereich zwischen Zellwand des Parasiten und Wirtszellwand		
	FRAYMOUTH 1956	a part of the sheath	Peronosporales
	PEYTON & BOWEN 1963	zone of apposition	Peronospora manshurica
	EHRLICH & EHRLICH 1963	encapsulation zone	Puccinia graminis-tritici
	BERLIN & BOWEN 1964	encapsulation	Albugo candida
	BRACKER 1968	sheath matrix	Erysiphe graminis
	FULLERTON 1970	encapsulation	Ustilaginales
	MIMS 1982	?haustorial cap	Exobasidium camelliae
	Wirtszellwand, die das Haustorium umgibt		
	FRAYMOUTH 1956	sheath	Peronosporales
	PEYTON & BOWEN 1963		Peronospora manshurica
	BRACKER 1968		Erysiphe graminis
	FULLERTON 1970		Ustilaginales
extrahaustoriale Membran	eine das Haustorium umgebende Membran, die sich außerhalb der Wirtszelle befindet und eine Fortsetzung des Plasmalemmas darstellt		
	PEYTON & BOWEN 1963	host plasmalemma	Peronospora manshurica
	EHRLICH & EHRLICH 1963	eine durch Wechselwirkung von Wirt und Parasit gebildete Membran	Puccinia graminis- tritici
	BRACKER 1968	sheath membrane	Erysiphe graminis

Tabelle 5: Auflistung homologer Begriffe in der Haustorienterminologie.

Peronosporales

Als Vertreter der Falschen Mehltaue werden mit Albugo candida (Abb. 160) und Phytophthora infestans (Abb. 161) zwei parasitische Vertreter der Peronosporales vorgestellt. Die Arten der Gattung Albugo, auch als Erreger des Weißrostes bekannt, parasitieren u.a. viele Kreuzblütler, während die Art Phytophthora infestans bezüglich des Wirtsspektrums sehr viel stärker fixiert ist und nur auf einer Gattung der Nachtschattengewächse vorkommt: nämlich auf Solanum selbst. Die zunehmende Wirtsspezifität geht mit einer morphologischen Differenzierung der Baupläne der Konidienträger einher.

Die parasitäre Lebensweise manifestiert sich in der Bildung von Haustorien. Von A. candida und Ph. infestans ist bekannt, daß pro Zelle mehrere Haustorien gebildet werden können (BERLIN & BOWEN 1964, COFFEY & WILSON 1983). Die Haustorien der Peronosporales werden als verzweigt oder mit einem Kopf versehen - branched or capitate - bezeichnet. Über die Anzahl der Kerne in den Haustorien gehen die Meinungen auseinander. So gelten die Haustorien der Peronosporales bei FRAYMOUTH (1956) allgemein als vielkernig und speziell die von A. candida als einkernig. Beim genannten Organismus konnten BERLIN & BOWEN (1964) dagegen nie Kerne in den Haustorien finden. Diesbezüglich herrscht bei Ph. infestans Einigkeit. Hier sind die Haustorien stets ohne Kerne (EHRLICH & EHRLICH 1966, HOHL & STÖSSEL 1976, HOHL & SUTER 1976, COFFEY & WILSON 1983). Aus der tabellarischen Zusammenstellung von EHRLICH & EHRLICH (1966:1500) sowie aus CHOU (1970) geht hervor, daß die Vertreter der Typusgattung Peronospora kernhaltige Haustorien ausbilden.

Die Hyphen der hier vorgestellten Falschen Mehltaue dringen entweder durch die Spaltöffnungen oder direkt durch die Zellwand in den Wirt ein (HOHL & SUTER 1976). Feines fibrilläres Material läßt sich zum Zeitpunkt der Kontaktaufnahme zwischen Hyphen- und Wirtszellwand nachweisen (HOHL & STÖSSEL 1976). An der Durchtrittstelle sind bei A. candida die haustorialen Hyphen verengt (Abb. 160), während dies bei Ph. infestans selten der Fall zu sein scheint (Abb. 161). Laut HOHL & SUTER (1976) unterscheiden sich in frühen Stadien Haustorien und transzellulare Hyphen kaum. Die Wirtszellwand bildet um die Haustorien von A. candida einen Kragen, das Haustorium selbst läßt im ausdifferenzierten Zustand eine Halsregion und den kopfig verbreiterten eigentlichen Haustorien-Körper erkennen (BERLIN & BOWEN 1964). Bei Ph. infestans wird die Wirtszellwand abrupt durchbrochen, es bildet sich kein Kragen aus (Abb. 161). Die Morphologie der Haustorien selbst gilt als sehr variabel (COFFEY & WILSON 1983), doch werden sie allgemein als klein und schmal, ja sogar als rudimentär

bezeichnet (EHRLICH & EHRLICH 1966). Bemerkenswert bei den Haustorien von A. candida ist, daß sie nur unvollständig von ihrer eigenen Zellwand umgeben sind (BERLIN & BOWEN 1964). Die pilzliche Wand endet auf Kragenhöhe und beginnt wieder am Kopfteil (Abb. 159). BERLIN & BOWEN betonen, daß nur nekrotische Haustorien von einer Wirtszellwand umgeben sind und daß sie im Normalfall im intrazellularen Bereich nicht ausgebildet wird. Zwischen Wirtsplasmalemma und Hyphenzellwnd wird aber stets eine amorphe elektronendichte Schicht erkennbar: die extrahaustoriale Matrix (Abb. 159: E, vgl. Tab. 5). Über die Haustorien von Ph. infestans wird berichtet, daß sie manchmal von einer zusätzlichen Schicht umgeben sind, die dem Wirtsplasmalemma und der extrah. Matrix zwischengelagert ist. Sie steht in direktem Kontakt mit der Wirtszellwand (HOHL & SUTER 1976); in Abb. 161 bei HOHL & STÖSSEL nicht eingezeichnet). Zwei Punkte werden bei Ph. infestans zusätzlich hervorgehoben: 1. daß die 'encapsulation-zone' als einfache oder komplexe Struktur weder typische Wirtszellwandeigenschaften besitzt noch Charakteristika der pilzlichen Zellwand aufweist (EHRLICH & EHRLICH 1966). Und 2. daß die das Haustorium umgebende Membran zwar mit dem Plasmalemma der Wirtszelle in Verbindung steht, aber modifiziert ist. Möglicherweise handelt es sich hierbei sogar um den Tonoplast (HOHL & STÖSSEL 1976). BERLIN & BOWEN (1964) beschreiben bei A. candida, daß das Wirtscytoplasma in Nähe der Haustorien vesikuläre und tubuläre Strukturen enthält. Die Tubuli-artigen Srukturen stehen ihrerseits in Verbindung mit dem Wirtsplasmalemma. 'Secretory vesicles' entleeren über Tubuli-artige Gebilde ihren Inhalt in die 'encapsulation-zone' (Abb. 159: sec, E).

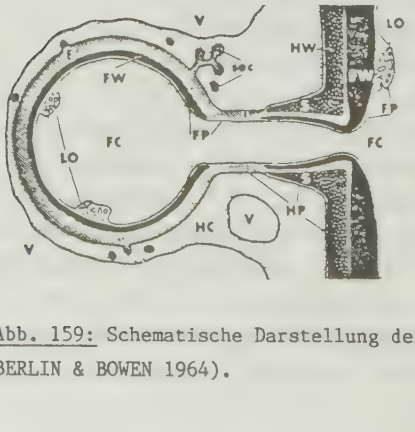
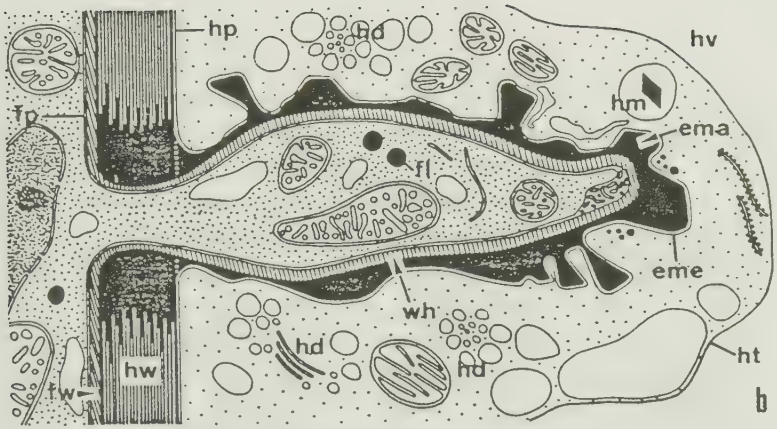


Diagram of haustorium of *Albugo candida* in mesophyll cell of *Raphanus*. Fungal cytoplasm (FC) is bounded by the fungal plasma membrane (FP), with its lomasomes (LO), and the fungal cell wall (FW) in both the intercellular hypha (right) and the haustorial head (left). The relative positions of the host cell vacuole (V), host cytoplasm (HC) and host plasma membrane (HP) are indicated. The host cell wall (HW) terminates in a collar-like sheath (S). The encapsulation (E) separates the haustorium from the host. Note the discontinuity of the fungal cell wall in the stalk proximal to the haustorial head. Invaginations of the host plasma membrane and vesicular host cytoplasm are suggested as evidence for host secretory activity (sec).

Abb. 159: Schematische Darstellung des Haustoriums von Albugo candida (aus BERLIN & BOWEN 1964).



Summary diagram of haustorial apparatus of *Phytophthora infestans* in a susceptible (*b*) potato cultivar. Abbreviations: extrahaustorial matrix, *ema*; extrahaustorial membrane, *eme*; fungal lipid bodies, *fl*; fungal plasmamembrane, *fp*; fungal cell wall, *fw*; host cell dictyosome, *hd*; host cell microbody, *hm*; host cell plasmamembrane, *hp*; host cell tonoplast, *ht*; host cell vacuole, *hv*; host cell wall, *hw*; wall apposition, *wa*; wall of haustorium, *wh*.

Abb. 160: Schematische Darstellung eines Haustorium von Phytophthora infestans (aus HOHL & STÖSSEL 1976).

Erysiphales

Erysiphe graminis, ein Vertreter der Echten Mehltaue, bildet bis zu 200 (?) Haustorien pro Zelle aus (BRACKER 1968). Jedes Haustorium besteht aus einer Halsregion, die auch als 'neck' bezeichnet wird (Abb. 161: n) und vom monokaryotischen Haustorialkörper durch ein Septum getrennt ist. Das Halsstück wird basal von einem Kragen umrundet (Abb. 161: C), der von der Zellwand des Wirtes gebildet wird. Zwischen 'neck' und 'collar' bleibt ein schmaler Kanal frei, der beiderseits von der rückgefalteten Plasmamembran der Wirtszelle begrenzt ist. Diese Plasmamembran geht nahtlos in die 'sheath membrane' über (Abb. 161: SM). An mehreren Stellen kann sie stark invaginiert sein (Abb. 162: SI). Der zentrale Haustorienkörper bildet fingerartige Ausstülpungen. Diesbezüglich ist die Abb. aus BRACKER (1968) irreführend; man vergleiche hierzu auch die Abb. 19 -21 (Taf. XI) bei SMITH 1900. Ihre Begrenzung gegen das Wirtscytoplasma bildet auf der ganzen Ausdehnung die Plasmamembran der Wirtszelle, die EHRLICH & EHRLICH (1963) für ein mögliches Produkt der Interaktion von Wirt und Parasit halten und die entweder von einem oder von beiden gebildet wird. Auch BRACKER (1968) erwähnt, daß die das Haustorium umgebende Membran verstärkt sei. Die Autoren erwähnen nichts von einer Zellwand zwischen dem Wirtsplasmalemma und der Matrix befindet. Diese grenzen vielmehr nahtlos aneinander.

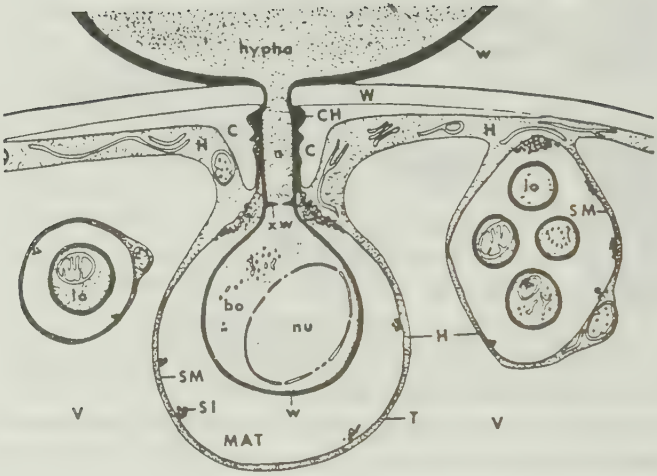


Abb. 161: Schematische Darstellung eines Haustoriums von Erysiphe graminis (aus BRACKER 1968).

Uredinales

Die Rostpilze als obligate Parasiten bilden in der mono- und dikaryotischen Phase Haustorien aus. Dementsprechend werden von der gleichen Art mono- und dikaryotische Haustorien erzeugt. Es ist hinreichend bekannt, daß sich beide Haustorienarten auch morphologisch unterscheiden (LITTLEFIELD & HEATH 1979: 4.Abschnitt, IIB; GRAY & al. 1982), ja eventuell sogar eine verschiedene Funktion erfüllen (GRAY & al. 1982). Einen Schritt weiter gehen manche Autoren (z.B. GOLD 1979, LITTLEFIELD & HEATH 1979), indem sie die wenig spezialisierten, monokaryotischen Haustorien als intrazellulare Hyphen bezeichen bzw. beide Begriffe nebeneinander gelten lassen. Ausführlicher auf Unterschiede zwischen mono- und dikaryotischen Haustorien gehen LITTLEFIELD & HEATH (1979:127-193) sowie GRAY & al. (1982) ein.

In dieser Arbeit wird nur auf die dikaryotischen Haustorien der Rostpilze eingegangen. Wie die Haustorien der Brandpilze nehmen sie ihren Ausgang von

dikaryotischen Hyphen.

EHRLICH & EHRLICH (1963) und SHAW & MANOCHA (1968) haben die Haustorien des Getreideschwarzrostes, Puccinia graminis-tritici, untersucht. Erstes Stadium ist ihren Angaben zufolge eine kleine Anschwellung an der Innenseite der Haustorienmutterzelle (Abb. 162), deren Wand an der Kontaktstelle mit der Wirtszelle leicht verdickt ist. Das durch einen Kanal eindringende junge Haustorium besitzt zu diesem Zeitpunkt noch keine Zellwand oder keine eigene mehr. Das Eindringen erfolgt also eher auf chemischem als auf mechanischem Wege (EHRLICH & EHRLICH 1963). Die haustoriale Hyphe stülpt das Plasmalemma des Wirtes ein und differenziert schließlich eine Halsregion (Abb. 162: neck) und das eigentliche Haustorium aus (Abb. 162: haustorial body). Der gesamte intrazellulare Bereich des Haustoriums ist später von einer extrah. Matrix umgeben (Abb. 162). Die innere Seite wird von der Zellwand des Haustoriums begrenzt, während sie in Richtung Wirtscytoplasma mit der extrah. Membran (LITTLEFIELD & HEATH 1979) abschließt. EHRLICH & EHRLICH bezeichnen diese Membran als ein Produkt des Parasiten oder als das Ergebnis der Wirts-Parasit-Interaktion. SHAW & MANOCHA (1.c.) setzen extrahaustoriale Membran und Wirtsplasmalemma gleich. Die Herkunft der extrahaustorialen Matrix wird recht unterschiedlich beurteilt. So sehen z.B. EHRLICH & EHRLICH (1963) in ihr entweder ein Stoffwechselprodukt von Wirt und Parasit oder gänzlich bzw. teilweise aus Cytoplasma des Pilzes zusammengestzt. EHRLICH & EHRLICH (1963) beschreiben kanalartige Bereiche in dieser Matrix, die die Haustorien mit dem Cytoplasma der Wirtszelle verbinden. Derartige Ausdifferenzierungen in der extrahaustorialen Matrix konnten SHAW & MANOCHA (1968) beim gleichen Organismus nicht finden. Ein anderes Spezifikum der Rostpilz-Haustorien ist die Ausbildung eines 'neckband' in der Halsregion (Abb. 162). Dieser Struktur wird eine den CASPARY-Streifen der Endodermiszellen bei Gefäßpflanzen vergleichbare Funktion zugeschrieben (HEATH 1976). Zudem soll dieser Bereich insofern eine Scheide darstellen, als die Zellwand der proximalen 'neck'-Region (d.i. die der Haustoriummutterzelle zugewandte) nur pilzlicher Herkunft zu sein scheint, während die distalen Wandbereiche differenzierter aufgebaut und bereits von extrahaustorialer Matrix umgeben sind (vgl. LITTLEFIELD & HEATH 1979).

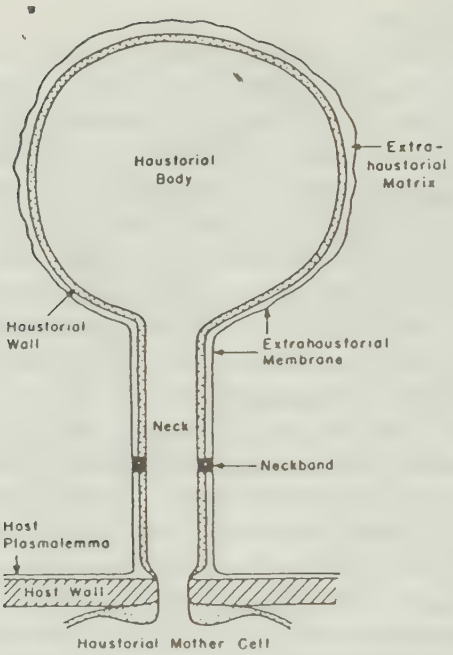


Abb. 162: Schematische Darstellung eines Haustoriums der Uredinales (aus LITTLEFIELD & HEATH 1979).

Exobasidiales

Die Haustorien von Exobasidium vacinii-japonicum und E. camelliae sind verzweigt und gelappt. Nach CALONGE (1969) bewirken die Haustorien von E. vac.-jap. in den Wirtszellen drastische Stoffwechselveränderungen; sofort nach dem Eindringen der Hyphe wird die Wirtszelle bzw. ihre Organellen abgetötet. Im Gegensatz dazu berichtet MIMS (1982), daß die eindringenden Hyphen nur in jungen Stadien von der Wirtszellwand umgeben sind, die aber bald abgebaut und von den einzelnen Loben des Haustoriums durchdrungen wird. Jeder dieser Verzweigungsäste enthält einen sogenannten 'inclusion body', der wahrscheinlich die Bildung der Haustorienkappen veranlaßt (Abb. 163). Die Haustorienkappen entstehen unmittelbar nach dem Zusammenbruch der Wirtszellwand und stellen neben dem 'inclusion body' das zweite Charakteristikum einer jeden Haustoriumverzweigung dar. Beide stehen an einem einzigen Punkt in direktem Kontakt.

Unklar ist, ob hier die Zellwand des Parasiten aufgelöst ist oder nur vom Material des 'inclusion body' durchsetzt wird (MIMS 1982:194). Nach MIMS bezitzt jeder Ast eines Haustoriums einen Kragen, der aus Zellwandmaterial des Wirtes gebildet wird. Übereinstimmend berichten CALONGE (1969) und MIMS (1982), daß die Haustorienkappen nicht miteinander in Verbindung stehen. Die Haustorien sind selten kernhaltig. Diese verbleiben vielmehr in der Mehrzahl der Fälle in der Hyphe, die das Haustorium bildet (CALONGE 1969, MIMS 1982). Von beiden Autoren wird nichts über einen Durchtrittskanal in der Wirtszellwand oder eine in diesem Bereich verengten Hyphe erwähnt.
Auf die spezialisierten Haustorien der Septobasidiales (COUCH 1938, 1949; DYKSTRA 1974) sowie nahe stehender Gruppen (COUCH 1937) soll im Rahmen dieser Arbeit nicht näher eingegangen werden.

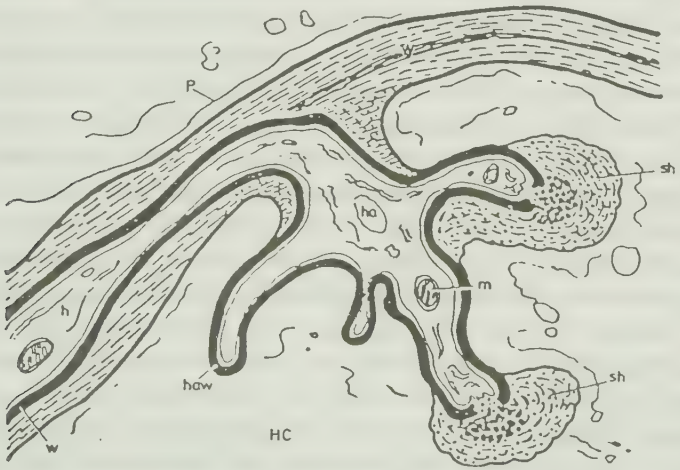


Abb. 163: Schematische Darstellung eines Haustoriums von Exobasidium vacinii (aus CALONGE 1969).

Ustilaginales s.l.

Bereits 1869/70 entdeckte FISCHER v. WALDHEIM aufgrund sehr sorgfältiger Untersuchungen an Ustilagineen folgendes (l.c.p. 77): "Bei ein und derselben Art, Ust. carbo, verlaufen die Mycelfäden in und zwischen den Zellen der Nährpflanze. Hingegen entstehen nur in den Zellen jene kurzen, oft knäueligen Zweiglein. Das intrazellulare Vorkommen der letzteren und ihre Ähnlichkeit auch der Gestalt nach mit den Haftorganen der Peronosporeen berechtigen bei

den Ustilagineen sie ebenfalls als solche aufzufassen. Ihre Bedeutung ist wahrscheinlich eine ähnliche, wie die der Haustorien bei phanerogamen Parasiten. Bei der Mehrzahl der Ustilagineen findet sich das Mycelium am häufigsten in den Zellen selbst. Relativ scheint Till. endophylla, Ust. longissima und Maydis öfters als andere Arten langgestrecktes, intrazelluläres Mycelium zu besitzen. Die Mycelfäden bieten besonders oft bei Ust. Maydis und Sorosporium saponariae, weniger häufig bei Ust. Carbo, eine bemerkenswerte Erscheinung dar, welche, nach unedierten Beobachtungen der Bary's, bei Uredineen, aber selten, ebenfalls vorkommt. Die Myceliumsfäden werden umhüllt von einer Cellulosescheide, die oft sehr dick wird und den Faden vollständig umhüllt. Diese Cellulosescheide gehört ohne Zweifel der Membran der Zellen des Wirtes an; sie stellt eine unmittelbare Fortsetzung der Schichten dieser dar." Das Vorhandensein einer Cellulosescheide um intracellular wachsende Hyphen stellte kurz nach FISCHER v. WALDHEIM WEBER (1884) durch Anwendung der Chlorzinkjod-Methode bei Entorrhiza casparyana fest. Das ist bei dieser Art umso mehr bemerkenswert, als das Mycel zumindest in der Phase der Sporenbildung intrazellular wächst. WEBER konnte eine die sporogenen Hyphen umgebende Zellulosescheide nicht feststellen. FISCHER v. WALDHEIM beschrieb die erwähnten Haftorgane auch für Tilletia deBaryana und Ustilago hypodytes. KOLK (1930) kam aufgrund von Untersuchungen an Ust. avenae zu dem Ergebnis, daß die Keimschläuche direkt durch die Zellen und sehr oft im rechten Winkel zu deren Längsachse wachsen. Die Autorin betont, daß die Pilzhyphen stets in das Zytoplasma der Wirtszelle eingebettet bleiben. Offen läßt sie dagegen, ob das Plasmalemma der Wirtszelle von der Hyphe eingestülpt wird oder nicht. Die intrazellular wachsenden Hyphen sind ein- oder zweikernig. Einmal in den Wirt eingedrungen, nehmen die Hyphen ihren Weg von Zelle zu Zelle. Wenn sie dabei eine Zellwand erreichen, rundet sich die jeweilige Hyphenspitze ab und preßt sich dicht an die Wand an. Auf der gegenüberliegenden Seite wird dann oft ein sich dunkelrot färbender Bereich sichtbar. Über den Durchtritt durch die Zellwand vermerkt KOLK (1930:478): "There is a distinct widening at the point of penetration, as though the rounded tip had pushed its way bluntly through a softened wall. The hypha is always thicker at the point of penetration; after passing through the wall it narrows abruptly to its original diameter before penetration." Verzweigungen von Hyphen in der Zelle kommen laut KOLK regelmäßig vor.
Bezugnehmend auf KOLK berichtet BATTS (1955) von ähnlichen Verhältnissen bei Ust. tritici. Differenzierter spricht er jedoch von Appressorien, die an der Penetrationsstelle gebildet werden. Neben diesen entsteht an den Hyphen eine

knollige Anschwellung durch die die Hyphe unter Verringerung ihres Durchmessers letztlich in die Zelle eindringt. Das Resultat ist eine trichterähnliche Struktur.

Ebenfalls noch im letzten Jahrhundert befaßte sich WOLFF (1973:673) mit den Haustorien von Urocystis occulta. Er schreibt: "Es tritt nun hier der eigenthümliche Umstand ein, daß der Faden nicht frei in das Innere der Zelle hineinwächst, sondern von den inneren Schichten der Zellwand wie eine Scheide eingeschlossen wird und in dieser bis zur nächsten Zelle weiterwächst. Manchmal werden von dem Mycelium bald nur einfach höckerig sich einstülpende bald lang und mannichfach verästelt in das Innere der Zellen hineinragende feine Fortsätze getrieben (Anm.: Auf Tafel VII:17 bezeichnet er diese Strukturen mit 'h' als 'fadenförmige Haustorien'), welche wohl als Saugorgane, analog den Haustorien der Peronosporeen und Uredineen angesehen werden können."

LING (1940:934) widmete sich ebenfalls dem Vorkommen von Haustorien bei Urocystis occulta. Was WOLFF in der zitierten Arbeit mit fadenförmigen Haustorien bezeichnet, interpretiert LING als gewöhnliche, intrazellulare Hyphen. Aufgrund der eigenen Untersuchungen kommt er aber zu keinem eindeutigen Ergebnis: "If an haustorium is considered to be a specific absorbing organ with limited growth and definite form characterisic of one species, then haustoria probably do not exist in U. occulta. Although it was not uncommon to finde simple knob-like or coralloid bodies inside the cells. These may be considered simply the intracellular hyphae rounded up and massed in the cell cavities." (vgl. hierzu die aus LINGs Arbeit entnommene und hier unter Abb. 164 wiedergegeben Zeichnung).

Haustorienbildung bei Doassansia deformans, Entyloma nympheae und Urocystis anemones konnte aufgrund lichtmikroskopischer Untersuchungen LUTMAN (1910) nachweisen. Doassansia deformans bildet zwei bis drei, im Vergleich zur Größe der Wirtszelle sehr kleine Haustorien aus. Nach dem Durchtritt durch die Zellwand bilden die Hyphen zahlreiche kleine Seitenzweige. Das ausdifferenzierte Haustorium erhält dadurch ein traubenförmiges Aussehen.

Die Haustorienform von Entyloma nympheae wurde erstmals 1896 (S.386) von RACIBORSKI beschrieben. "Die Pilzhyphen wachsen in den Interzellularräumen und senden in die Parenchymzellen der Nährpflanze charakteristische Haustorien ein. ... Es erweitert sich nämlich eine an die Zellwand angeschmiegte Hyphe zu einer großen flachen Blase, und erst von dieser dringt die Saughyphe in das Innere der Zelle, wächst gegen den Zellkern ein, diesen gewöhnlich mit ihren büscheligen Verzweigungen umspinnend." Über die Haustorien von Entyloma be-

richtet LUTMAN, daß sie wegen ihrer auffallenden Größe außer zur Nahrungsaufnahme auch dem Festhalten dienen. Hyphen, die in die Zellen eindringen wollen, bilden ein Appressorium, das zunächst eine Verdickung der Zellwand im umgebenden Bereich hervorruft, die aber von der penetrierenden Hyphe aufgelöst wird. Auf Höhe der Wirtszellwand ist die Hyphe verengt, schwillt jedoch in der Zelle wieder zur normalen Größe an. Sie verzweigt sich dort üppig und füllt oft die ganze Zelle aus (Abb. 165). Die Appressorien enthalten zwei Kerne, die später bevorzugt in der Halsregion des Haustoriums anzutreffen sind. Daß sich die Kerne gerade dort ansiedeln erklärt LUTMAN (1910:1217) folgendermaßen: "This location in the neck of the haustorium is probably the most favorable for their functions in relation to the entire haustorium" (vgl. Abb. 165 dieser Arbeit, die aus der LUTMANs entnommen ist).

Ein weiterer von LUTMAN untersuchter Organismus ist Urocystis anemones (vgl. WANG 1934). Die dikaryotischen Haustorien nehmen als kleine Seitenzweige des interzellularen Mycels ihren Ausgang. Meist sind sie ziemlich groß, manchmal kommen sie aber über das Stadium einer kleinen verzweigten Hyphe nicht hinaus. Charakteristischerweise verzweigen sich aber die Hyphen, sobald sie in die Zelle eingedrungen sind, sehr intensiv. Auch bei Ur. anemones sollen sich Kerne bevorzugt in der Halsregion des Haustoriums befinden.

In einer Nebenbemerkung ist bei WHITEHEAD (1921:69) das Auftreten von Haustorien bei Urocystis cepulae erwähnt: "Branched haustoria resembling the intercellular hyphae are produced but do not form a prominent feature of the mycelium."

In einer ausführlichen Untersuchung über den gleichen Organismus ist bei BLIZZARD (1926:101) zu lesen: "The parasitic mycelium of Urocystis cepulae is intercellular throughout its existence. Haustoria or special feeding branches do not occur in U. cepulae. In one case, two clavate hyphae were observed to have penetrated the cell wall and extended some distance within the cell. In one other case, an usually large hyphae was observed to have penetrated through one cell, and apparently was making its way into the adjoining host cell. Such cases are unusual and are to be considered as variations from the usual growth habit of the organism."

Bei Urocystis colchici (oftmals Synonym für Ur. cepulae bezeichnet) konnten GRAYSON & LACY (1975) keine Haustorien nachweisen, im Gegensatz zu ANDERSON (1921), der bei Ur. cepulae stark verzweigte Haustorien nachwies. Gelegentlich - so WANG (1934) - würden die Haustorien ein Appressorium bilden bzw. die Hyphen wären an der Durchtrittstelle manchmal verengt.

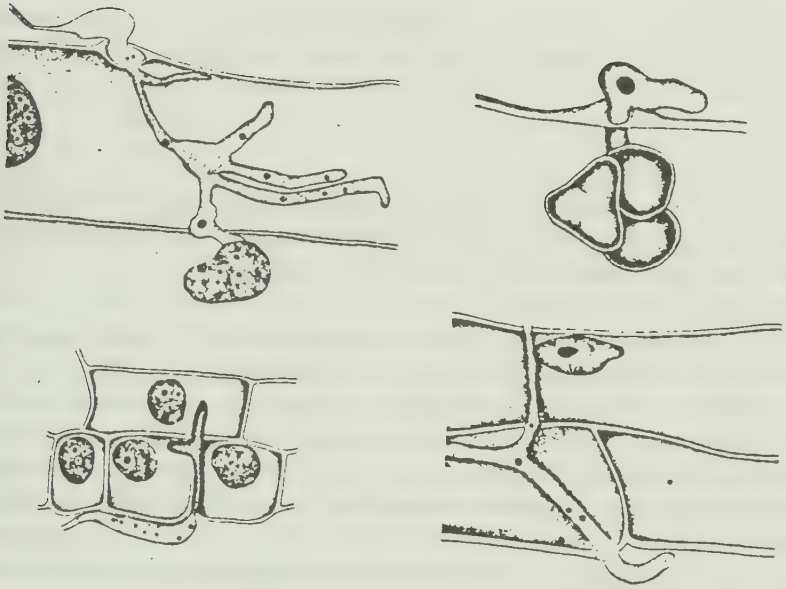


Abb. 164: Haustorienform bei Urocystis occulta (aus LING 1940:929).

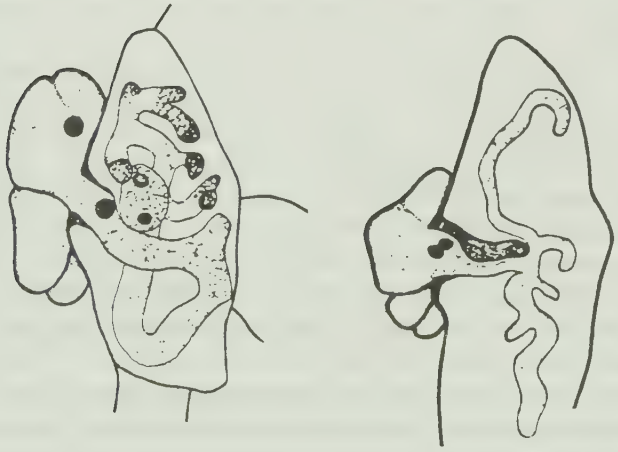


Abb. 165: Haustorium von Entyloma nympheae (aus LUTMAN 1910: Plate XCV).

SCHELLENBERG (1911) führt unter der Gattung Urocystis an, daß nur manchmal Haustorien auftreten würden. Für die Art Ur. violae vermerkt er traubenförmige Haustorien. Verzweigte oder gelappte Haustorien werden für Ur. galanthi (PAPE 1923) ebenso beschrieben wie von DAS (1949:118) für Ur. ranunculi: "The hyphae are mostly intercellular, but often enter and pass through the host cells. Haustoria are abundant in this species: they may be lateral or terminal. After penetrating the cell membrane, the fungal filaments swell and branch out in various ways, forming absorbent knob-like structures, or similar knob-like structures develop from the lateral wall of the fungus, where it comes into contact with the host cell."

Im Falle von Urocystis tritici schreibt NOBLE (1924:483): "The intracellular portions of the mycelium may perhaps be considered as haustoria, for they were often served to be associated frequently with intercellular mycelium, but in many cases appeared to represent a characteristic form of dormant mycelium".

Für die Gattung Tuburcinia wie für die Art Tuburcinia pirmulicola (von dem Autor als Tubercinia primulicola bezeichnet) erwähnt PLOWRIGHT botryforme Haustorien, die auch vom konidienbildenden Mycel gebildet würden. Das hatte zuvor schon KÜHN (1882) bei der gleichen Art festgestellt. Nach WILSON (1915) ist das Mycel interzellular und bildet Haustorien des Ustilagineen-Typs. WORONIN (1882) fand im Mycel von Tub. trientalis Haustorien mit traubenförmiger Gestalt vor.

FULLERTON (1970) schließlich untersuchte mehrere Sorosporium-, Sphacelotheca- und Ustilago-Arten auf das Vorkommen von Haustorien hin. Alle Arten wiesen ein ähnliches Wirts-Parasit-Verhältnis auf. Stets waren intrazellulare Hyphen von solchen zu unterscheiden, die innerhalb einer Zelle enden. Apressorienbildung war in keinem Fall erkennbar. Laut FULLERTON läßt sich im subapikalen Hyphenbereich stets eine 'zone of encapsulation' nachweisen, die sich im Hyphenwandnahen Bereich als eine elektronenundurchlässige Schicht mit verschiedentlicher Vesikelbildung erweist. Über diese Vesikel findet ein Materialtransport in Richtung Parasit statt. Auf die schwierige Unterscheidung zwischen interzellularen Hyphen mit und ohne begrenztem Wachstum anspielend, konstatiert der Autor, daß zwischen beiden kein struktureller Unterschied in der Beziehung zur Wirtszelle besteht und schließt daraus, daß sich beide prinzipell nicht unterscheiden.

Für die zu den Ustilaginales s.l. (OLIVE 1968) gestellten Filobasidiaceae bzw. Filobasidium floriforme erwähnt OLIVE (1968) Strukturen, die nicht als echte Haustorien angesprochen werden können, da sie sich nicht in die Wirtszelle hinein erstrecken. OLIVE bezeichnet sie daher als 'haustorioid branches'.

Für die Ustilaginales s.l. stellt ZAMBETTAKIS (1971:45) verallgemeinernd fest: "Le mycelium végétatif est formé d'hyphes incolores, cloisonées, intramatricielles, pourvus de suçoirs..."

Intrazellulare Hyphen bei Thecaphora seminis-convolvuli

Zumindest im Bereich der Antheren und zwar unterhalb der Zone der Konidienabgliederung wachsen die Hyphen von Thec. seminis-convolvuli mehr intra- als interzellular. Ultrastrukturelle Aufnahmen zeigen Hyphen (Abb. 29), die über drei und mehr Zellen stets in diesen wachsen; dabei sind sie in ihrem ganzen Verlauf von einer auch lichtmikrokopisch sichtbaren Hülle umgeben. In der Literatur wird das gemeinhin als 'sheathing of the mycelium' bezeichnet (z.B. RICE 1927). Zwischen Hyphen- und Wirtszellwand wird jene amorphe Schicht gebildet, die per definitionem als extrahaustoriale Matrix bezeichnet werden müßte. Da aber die Verfasserin der Ansicht ist, daß Thecaphora seminis-convolvuli keine Haustorien, sondern nur intrazellulare Hyphen ausbildet, wird statt von einer extrahaustorialen Matrix von einer extrazellularen Matrix gesprochen. Extrazellular bedeutet hier nicht außerhalb der Wirtszelle (das wäre interzellular), sondern außerhalb der Hyphenzellwand befindlich. Vielleicht ist diese Schicht enzymatisch aktiv und verleiht so der ohnehin zarten Zellwand ein Geschmeidigkeit, die sie befähigt, mit dem Wachstum der eindringenden Hyphe Schritt zu halten (vgl. hierzu die Bemerkung von HOHL & SUTER 1976:1958, linke Spalte am Ende des 2. Abschnittes!). Jedenfalls werden alle intrazellularen Hyphen von ihr stets umgeben. Dies ist auch in den Apikalregionen der Fall, wo am ehesten eine Auflösung der Wirtszellwand zu erwarten wäre. Offen bleiben muß die Frage, ob die Zellwand tatsächlich nur gedehnt wird, oder ob nicht doch eine Neusynthese erfolgt. In den plasmaarmen Zellen des Thekenbereiches waren die für eine Synthese notwendigen Organelle nicht (mehr?) vorhanden. Außer an den Zellgrenzen ist die Wirtszellwand im Hyphen-umgebenden Bereich nur unwesentlich verdickt. In der Regel grenzen Zellwand von Wirt und intrazellularer Hyphe nahtlos aneinander. Gelegentlich weichen sie auseinander; dann zeigt sich die extrazellulare Matrix als graue, amorphe Schicht (Abb 29f, p). Die Situation zwischen Wirt und Parasit ist in den plasmareichen Zellen des Fruchtknotens stärker modifiziert (Abb. 29c, d, h, i, k, l, m, n, o). Auch hier wachsen die Hyphen innerhalb der Zellen und dort über größere Strecken. Beim Übertritt von einer Zelle in die andere sind sie gelegentlich der Fälle auf Höhe der Zellwand verengt (Abb.29c, d, h, i) und die Hyphenspit-

ze rundet sich zu einer kopfartigen Form ab (KOLK 1930: spherical tip!). Die an dieser Stelle abrupt durchbrochene Zellwand spricht für eine enzymatische Auflösung (Abb. 29h, i). Das Plasmalemma des Wirtes ist im Apikalbereich der Hyphe stark aufgewölbt. Als extrazellulare Matrix wird hier die dunkle, an die Zellwand des Parasiten angrenzende und in ihrer Peripherie nur undeutlich begrenzte Schicht angesprochen (Abb. 29h, i). Die darauf folgende graue Substanz, z.T. mit Bläschen durchsetzt, dürfte Reste der Wirtszellwand darstellen. ER und 'Lomasomen' in der Hyphe, die bei erhöhter Zellaktivität auftreten (MARCHANT & ROBARDS 1968, MOORE & MC ALEAR 1961), lassen vermuten, daß die extrazellulare Matrix auch durch den Parasiten produziert wird. Der primäre Grund muß aber doch in der physiologischen Aktivität von Wirt und Parasit gesehen werden. Zahlreiche Bläschen, z.T. dictyosomenähnlich miteinander verbunden, die sehr wahrscheinlich in den Bereich zwischen Plasmalemma und Hyphenwand hineindringen, könnten Ausdruck für den Transport irgendwelchen Materials sein. Auch wenn sich diese Bläschen in unmittelbarer Nähe der Zellwand des Parasiten befinden, kann über die Richtung ihrer Abschnürung doch nichts ausgesagt werden. FULLERTON (1970) konnte an vier verschiedenen Ustilagineen feststellen, daß erst hinter dem Apikalbereich eine 'zone of encapsulation' gebildet wird. Und in dieser Zone befand sich regelmäßig eine Vesikelabschnürende Schicht. Umgekehrt finden sich laut FULLERTON (1970:291) Vesikel im Wirtscytoplasma, die ihren Inhalt in diese Zone entleeren."The haustorium, a hyphal branch that terminates within a host cell is accepted as being involved in physiological processes." Da die von ihm sogenannten intrazellularen Hyphen nicht der klassischen Haustoriendefinition entsprechen, hält er eine Unterscheidung dieser beiden Strukturen nicht für sinnvoll.

HOHL & SUTER (1976:1958) nennen drei Kriterien, die i.d.R. bei transzellularen (=intrazellularen) Hyphen vorliegen: "1.in the case of transcellular penetration the host wall has a tendency to bulge inward and thin ..., 2. the penetration peg is broader and the perforation pore is wider than would be the case in haustoria formation, and 3. no wall apposition or extrahaustorial matrix is formed."

Nach LITTLEFIELD & HEATH (1979) sind die Begriffe 'monokaryotisches Haustorium' und 'intrazellulare Hyphe' gleichbeutend nebeneinander zu stellen. Auch GOLD & LITTLEFIELD (1979) schließen sich dieser Terminologie an, wobei sie betonen, daß intrazellulare Hyphen jederzeit zu transzellularem Wachstum übergehen können. Die Unterscheidung zwischen intra- und transzellular wird somit unscharf und ist vermutlich, zumindest wenn man sich auf das Kriterium der

extrahaustorialen oder extrazellularen Matrix stützt, nicht sinnvoll.
Es wurde versucht, in einer schematischen Darstellung, Charakteristika der Wirt-Parasit-Beziehung festzuhalten (Abb. 166). Nicht berücksichtigt ist dabei die Penetrationsphase durch die Zellwand des Wirtes. Abgesehen von dieser ersten Phase spricht wenig für eine rege Aktivität der Hyphen in den Wirtszellen. Ohne Hindernis scheinen sie ihren Weg durch die Wirtszellen nehmen zu können. Haustorien als eigenständige Organe mit einer nur ihnen eigenen Funktion weisen überall dort, wo man sie eindeutig als Haustorien ansprechen kann, auch eine eigenständige Morphologie auf. Da dies im Falle von Thec. sem.-conv. nicht nicht zutrifft, sollte man hier nicht von Haustorien, sondern von intrazellularen Hyphen sprechen. Die Hyphen dringen nicht gezielt in einzelne Zellen ein, sondern benutzen diesen Raum wie den interzellularen Bereich für Ausbreitung und Wachstum.
Trotz allem bleibt Thec. sem.-conv. ein parasitischer Vertreter der Brandpilze. Parsitismus kann sich in verschiedener Intensität äußern. Auf welcher Stufe wäre eine solche Art parasitischer Lebensweise anzusiedeln? Zwei konträre Meinungen hierzu werden von KOLK (1930) und CALONGE (1969) vertreten. KOLK kommt aufgrund ihrer Untersuchungen an Ustilago avenae zu der Ansicht (1930), daß die Verträglichkeit von Wirt und Parasit einen derart hohen Grad erreicht hat, daß der Pilz keine großen Veränderungen in der Wirtszelle bewirkt und nur ein geringer Unterschied zwischen befallenen und unbefallenen Zellen festzustellen ist.
CALONGE (1969:223) zieht aufgrund seiner Beobachtungen an Sclerotinia fructigena, einem helotialen Ascomyceten, über die gleiche Art der Wirt-Parasit-Beziehung diesen Schluß: Während seiner parasitischen Phase auf Birnen bildet der Organismus keine Haustorien aus, sondern nur intrazellulare Hyphen. Durch die Ausscheidung pektolytischer Enzyme, die Zellwände aufzulösen vermögen, gehen die Hyphen fast ungehindert vom inter- zum intrazellularen Wachstum über. CALONGEs Interpretation hierüber: "Finally, the results with Sclerotinia fructigena show a further step away from specialized parasitism. It is concluded that the ultrastructural features of host-parasite interface differ according to the degree of parasitism." Mit 'Grad des Parasitismus' dürfte hier nicht ein enges oder unspezialisiertes Wirtsspektrum gemeint sein, sondern der Umstand, ob eine Art obligat oder fakultativ mit ihrem Wirt vergesellschaftet ist. Die Ustilagineen sind keine obligaten Parasiten, haben vielmehr eine ausgedehnte saprophytische Phase. Möglicherweise ist damit die Art und Weise korreliert, in der die Wirtszellen attackiert werden.

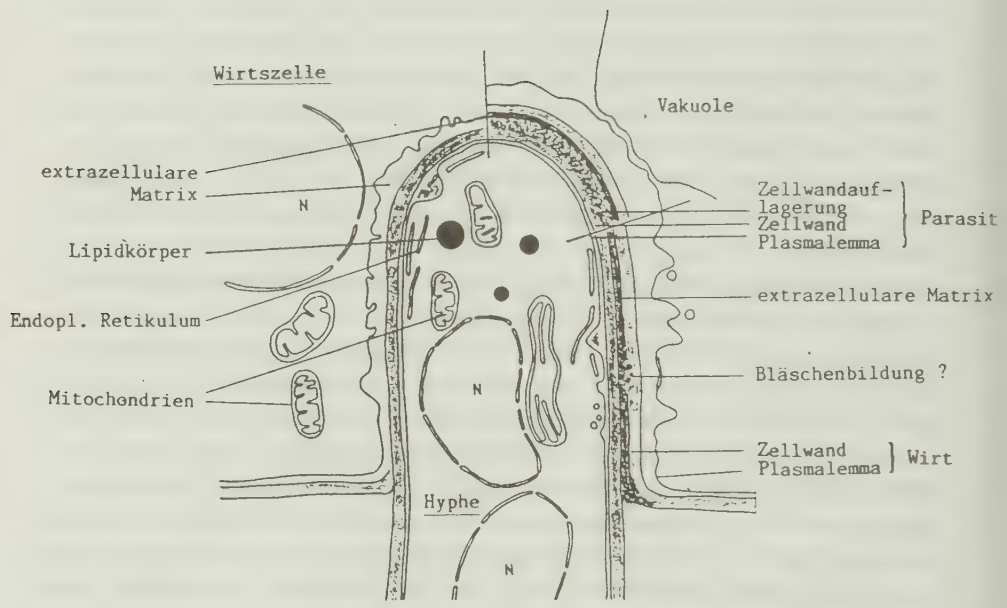


Abb. 166: Schematische Darstellung einer intrazellularen Hyphe von Thecaphora seminis-convolvuli.

Die Haustorien der untersuchten Ginanniella- und Urocystis-Arten

Viele Brandpilze gelten als obligate Parasiten; dies trifft im engsten Sinne für die untersuchten Urocystis-Arten zu. Doch werden in beiden Gattungen morphologisch gleichermaßen einheitliche wie auffällige Haustorien gebildet. Im ausdifferenzierten Zustand stellen sie stets große gelappte Gebilde dar, die u.U. ein Zelle fast ganz auszufüllen vermögen (z.B. Abb. 75i). Pro Zelle wurden bis zu fünf Haustorien gezählt. In der Regel scheinen diese dikaryo-

tisch zu sein wie die interzellularen Hyphen. Das Auftreten von drei Kernen oder Septen im Haustorienbereich ist nicht charakteristisch. Zumindest unterscheiden sich die Haustorien, bei denen nur ein Kern oder drei nachzuweisen waren, nicht in der typischen Weise wie die M- und D-Haustorien der Rostpilze. Bei Rostpilzen (z.B. KHAN & al. 1982), bei Vertretern der Falschen Mehltaue (FRAYMOUTH 1956, BERLIN & BOWEN 1964) und der Echten Mehltaue (BRACKER 1964, 1968) dringen die Hyphen in die Wirtszelle durch einen kleinen Kanal ein. Die Bildung der Haustorien geht außer bei den Rostpilzen (Abb. 163) von unspezialisierten interzellular wachsenden Hyphen aus. Über Faktoren, die eine interzellulare Hyphe zur Bildung von Haustorien veranlassen, ist nichts bekannt. Ohne irgendwelche Reaktion hervorzurufen, können Hyphen in engem Kontakt an Wirtszellwänden vorbeiwachsen. Möglicherweise weist die Oberfläche der Wirtszelle ein bestimmtes Differenzierungsmuster auf, das den Hyphen nicht überall einen Durchtritt erlaubt (HOHL & SUTER 1976). LITTLEFIELD & HEATH (1979) und viele andere Wissenschaftler beschreiben bei Rostpilzen eine amorphe, elektronendichte Schicht, die an der Kontaktstelle von Haustorienmutterzelle und der Zellwand des Wirtes gebildet wird. Sehr wahrscheinlich - so LITTLEFIELD & BRACKER (1972) - befähigt sie die Haustorienmutterzelle, sich besser an die Wirtszellwand anzuheften. FUCHS & MENDGEN (1973) wiesen nach, daß an dieser Stelle Peroxidase-Aktivität auftritt; d.h. daß sehr wahrscheinlich die Wirtszelle für die Produktion dieser Schicht verantwortlich ist, da Peroxidase-Aktivität im Protoplast des Pilzes bisher nicht nachgewiesen werden konnte. Vergleichbares läßt sich bei den untersuchten tilletialen Brandpilzen aufzeigen. Bei Kontakt von haustorialer Hyphe und Wirtszelle bildet sich zwischen beiden eine amorphe Schicht, die sehr wahrscheinlich bindende Eigenschaften besitzt (Abb. 145f). COFFEY & WILSON (1983) prägten hierfür den Begriff 'penetration matrix'. Vermutlich besitzt diese Matrix hohe enzymatische Aktivität, denn dort, wo sie auftritt, wird die Zellwand an der Penetrationsstelle vollkommen aufgelöst (vgl. EVANS 1933, EHRLICH & EHRLICH 1963, CHOU 1970, LITTLEFIELD & HEATH 1979). An der entsprechenden Stelle wird auch eine Aufwölbung des Plasmalemmas sichtbar. COFFEY & WILSON (1983) konnten nachweisen, daß sich die Cytoplasmamembran dort mit Silberproteinat stärker anfärbt. Generell scheint aber die Semipermeabilität der Membran nicht beeinrächtigt zu werden (FRAYMOUTH 1965 - Plasmolyseversuche bei Peronosporales). Da die Grenzen der Zellwand des Parasiten im Apexbereich oft nicht mehr klar zutage treten, kann nicht ausgeschlossen werden, daß auch der Parasit von der Pene-

trationsmatrix ein Stück weit beeinträchtigt wird (vgl. EHRLICH & EHRLICH 1963). An der Durchtrittstelle in der Zellwand sind die Hyphen nicht verengt; wenige Ausnahmen bestätigen hier eher die Regel. Eine Differenzierung des ausgewachsenen Haustoriums in eine Halsregion und den eigentlichen Haustorienkörper tritt bei den untersuchten tilletialen Brandpilzen nicht auf. Vielmehr verzweigen sich die Hyphen überall unmittelbar hinter der Durchtrittstelle zu einem korallen- oder traubenförmigen Haustorium (Abb. 168). Vom Haustorium in Richtung Wirtszelle folgen :

1. Das Plasmalemma des Parasiten. Es kleidet das Haustorium vollständig aus. Gelegentlich faltet es sich auf und schließt dabei Partikel ein, die sich außerhalb des Plasmalemmas befinden. Solche Auffaltungen der Plasmamembran werden zumindest in der älteren Literatur als Plasmalemmasomen bezeichnet. Sie sollen aktiv an der Synthese von Chitin in der Zellwand von Pilzen beteiligt sein. Häufig ist endoplasmatisches Retikulum dem Plasmalemma paralellgelagert. Möglicherweise spricht auch das für eine erhöhte Aktivität in diesem Bereich.

2. Haustorienzellwand: Sie läßt sich im Haustorium lückenlos verfolgen und ist überall annähernd gleich dick. Unterschiede im Vergleich mit der extrazellularen Hyphenwand konnten nicht festgestellt werden.

3. Extrahaustoriale Matrix: Die Penetrationsmatrix geht mit dem Wachsen des Haustoriums in die extrahaustoriale Matrix über. Sie steht im ganzen Verlauf sehr eng mit der Zellwand des Parasiten in Verbindung. Der Übergang zur extrahaustorialen Matrix ist fließend (z.B. Abb.87i, Abb. 114d). Die Matrix selbst gliedert sich in zwei Zonen; der der Hyphenwand anliegende Bereich ist einheitlich und sehr elektronendicht (Abb. 106c, Abb. 123c). Im peripheren Teil der Matrix ist eine Anhäufung von Bläschen zu beobachten. Sie sind entweder zu Gruppen zusammengelagert (z.B.Abb. 106b, c, f, Abb. 138h) oder umgeben das Haustorium fast lückenlos (Abb. 114f, Abb. 106h, Abb. 97d). Von der Matrix, gleich ob sie deren Elektronendichte besitzen oder nicht, heben sie sich stets dadurch ab, daß sie von einem hellen Hof umgeben sind (z.B. Abb. 75e). Die Bläschen sind meistens noch in die Matrix eingebettet. Doch läßt sich verschiedentlich beobachten, daß sie sich von ihr ablösen (z.B. Abb. 114d, e, Abb. 123e, f, g, Abb. 138g: Pfeil). Bei Ur. agropyri erwies sich die extrahaustoriale Matrix als abweichend aufgebaut: der hyphennahe Teil zeigt aufgelockerte Bereiche, die in Richtung Peripherie zunehmen. Bemerkenswert ist, daß in die Zellwand des Parasiten eine Substanz eingelagert ist, die die gleiche Elektronendichte wie die extrahaustorialen Matrix hat. Die für die übrigen Urocystis-Arten so typische Bläschenbildung in der extrahaustorialen

Matrix kommt bei Ur. agropyri kaum oder gar nicht vor.

Die Frage nach der Funktion der extrahaustorialen Matrix wurde ebenso häufig wie kontrovers dikutiert. Eine extrahaustoriale Matrix wurde bei Falschen Mehltauen (Abb. 160, Abb. 161; BERLIN & BOWEN 1964, COFFEY & WILSON 1964) beschrieben, bei Erysiphales (Abb. 162; BRACKER 1964, 1968, EHRLICH & EHRLICH 1963), bei Exobasidium-Arten (CALONGE 1969, MIMS 1982) und bei den Rostpilzen (LITTLEFIELD & HEATH 1979, GRAY & al. 1982, KHAN & al. 1982) schließlich noch bei einigen Brandpilzen (FULLERTON 1970). COFFEY & WILSON sind der Meinung, daß die extrahaustoriale Matrix einen Teil der Zellwand des Parasiten darstellt, ganz im Gegensatz zu CALONGE, der in ihr ein Produkt des Wirtsprotoplasmas sieht. Von sehr vielen Autoren wird sie aber als eine Schicht beschrieben, die weder Charakteristika der Wirts- noch der pilzlichen Zellwand aufweist (EHRLICH & EHRLICH 1966, BRACKER 1968, CHOU 1970). Einigkeit herrscht bei vielen Autoren auch darüber, daß die extrahaustoriale Matrix das Medium darstellt, über das Wirt und Parasit interagieren. EHRLICH & EHRLICH (1966:1501): "The encapsulation is a dynamic strucuture, actively engaged in the transfer of substances between host and parasite via secretory tubules (Berlin & Bowen 1964), secretory bodies (Peyton & Bowen 1963) or vesicles (Ehrlich & Ehrlich 1963, Shaw & Manocha 1965)..." Uneinigkeit besteht hinsichtlich der Richtung des Stoffaustausches. Favorisiert wird die von FULLERTON (1970) und CHOU (1970) vertretene Version, daß ähnlich eines pinocytotischen Vorganges Material in Richtung Parasit gechleust wird.

Eigene Ergebnisse legen den Schluß nahe, daß über die Bläschenschicht der extrahaustorialen Matrix eher Material in Richtung Wirtszelle gechleust wird. Dafür spricht zum ersten die Tatsache, daß sich Bläschen nur in der dem Wirtsplasmalemma zugewandten Seite befinden, daß diese zweitens dazu tendieren, sich von der Matrix zu lösen (Abb. 114d, Abb. 137d), und drittens Vesikel in Ausstülpungen der extrahaustorialen Membran nachweisbar sind (Abb. 114e, Abb. 123e, f, g). In keinem der aufgezeigten Beispiele besteht Grund zur Annahme, daß die Bläschen von Wirtscytoplasma in die extrahaustoriale Matrix eingeschleust worden wären. Theoretisch wäre aber zu erwarten, daß der Parasit über die extrahaustoriale Matrix Nährstoffe vom Wirt aufnimmt. Zweifellos ist die extrahaustoriale Matrix eine Schicht, die nur im Zusammenspiel von Wirt und Parasit gebildet werden kann. Die Frage nach der genauen Zusammensetzung dieser Matrix ist zwar wichtig, aber zweitrangig geworden, seit MENDGEN (1981) durch Zufütterung von markierten Substanzen an Wirtspflanzen nachweisen konn

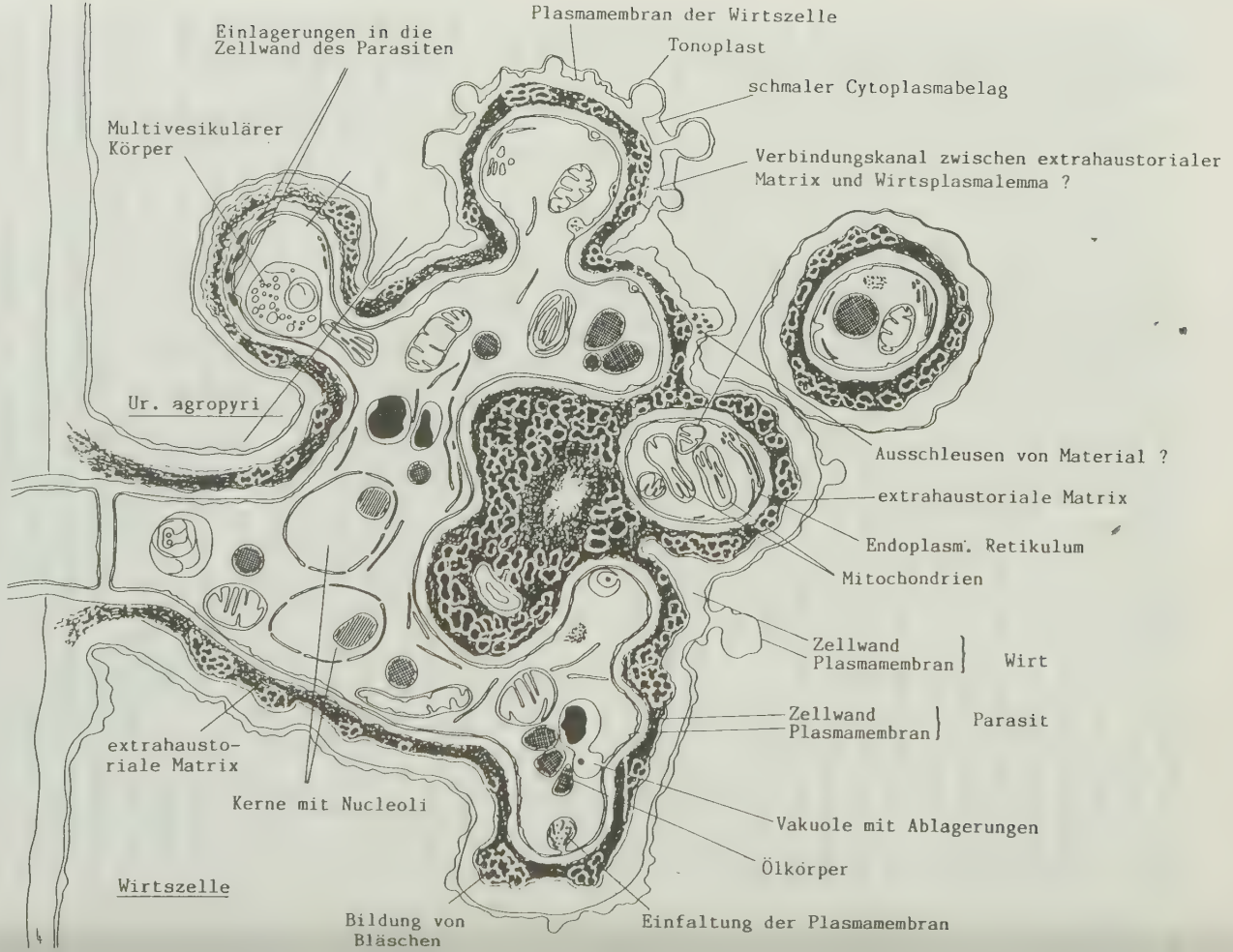


Abb. 167: Schematische Darstellung des Haustorientyps der untersuchten Ginanniella- und Urocystis-Arten.

te, daß sich markierte Stoffe nicht in der extrahaustorialen Matrix ansammeln. MENDGEN (1981:988): "Therefore, it (die ehM) does not seem to serve as a sink to supply the haustorium with nutrients." Daß über das Haustorium Stoffe überhaupt aufgenommen werden, konnte MENDGEN (1981) positiv nachweisen.
In infizierten Weizenblättern steigt die RNA-Menge an (SHAW & MANOCHA 1968), desweiteren steigt der RNA-Gehalt der Kerne in den Mesophyllzellen. Mit dem Anwachsen der RNA-Menge müßte auch die Proteinsynthese und damit die Produktion von Enzymen zunehmen. BERLIN & BOWEN (1964:452) vermerken zum Thema Parasitismus: "The essence of obligate parasitism lies in the host performance of functions which the parasite is unable to carry out by itself, but which are essential for the growth of the parasite." Nachdem die extrahaustoriale Matrix wahrscheinlich nicht am direkten Stoffaustausch zwischen Wirt und Parasit beteiligt ist (MENDGEN 1981), der Metabolismus durch die Infektion angekurbelt wird (SHAW & MANOCHA 1986) und es aufgrund der eigenen Untersuchungen bei einigen Brandpilzen naheliegt, daß der Fluß von Bläschen (was diese auch immer enthalten mögen) in der extrahaustorialen Matrix in Richtung parasitierte Zelle gehen dürfte, könnte folgender hypothetische Schluß gezogen werden: das Haustorium bildet im Kontakt mit dem Wirtscytoplasma eine Schicht, die die Wirtszelle ständig dazu reizt, das zu produzieren und zwar in erhöhtem Maße, was der Parasit benötigt. Als Vektoren dieser 'Informationsübermittlung' könnten die in der extrahaustorialen Matrix vorhandenen Bläschen dienen.
4. Ob Haustorien von Wirtszellwand umgeben sind oder nicht, scheint in verschiedenen Pilzgruppen eine unterschiedliche Bedeutung zu haben. Aus der Tabelle in EHRLICH & EHRLICH (1966:500) geht hervor, daß nur bei Albugo candida und Peronospora manshurica die Haustorien generell von Zellwand umgeben sind. BERLIN & BOWEN (1964:452) haben gerade an Albugo candida nachgewiesen, daß nur nekrotische Haustorien ummantelt sind; sie interpretieren diesen Befund wie folgt: "The occasional appearence of necrotic haustoria completely walled-off from host cytoplasm by host cell wall may be interpreted as a defensive mechanism on the part of the host resulting in the death of the haustorium." HOHL & STÖSSEL (1976:902f.) verglichen die Haustorien von Phytophthora infestans, die einerseits auf empfänglichen und resistenten Wirten andererseits gebildet worden waren und ziehen daraus folgenden Schluß: "...wall appositions typically encase the entire haustorium of a resistant host. ... Wall appositions appear to be the result of a rather unspecific and general response to infections."

Bei Exobasidium camelliae (MIMS 1982) geht die Etablierung des Haustoriums mit dem Abbau der Wirtszellwand einher. Und für Puccinia graminis-tritici ist durch die Untersuchungungen von SHAW & MANOCHA (1968) bekannt, daß eine Zellwand das Haustorium nur partiell umgibt.

Bei Brandpilzen scheint eine das Haustorium einschließende Zellwand weder für Wirt noch Parasit eine Rolle zu spielen (vgl. FULLERTON 1970). Es lassen sich alle Stadien finden von nackten Haustorien, i.S. einer fehlenden Wirtszellwand (z.B. Abb. 106h), bis hin zu vollständig eingehüllten (Abb. 145h). Ein wiederholt nachweisbarer Zusammenhang zwischen der Dicke der Zellwand und dem Alter der Haustorien konnte nicht festgestellt werden (Abb. 106a). Auf die Vitalität des Haustoriums dürfte die Stärke der Zellwand ebensowenig Einfluß haben (z.B. Abb. 106a, Abb. 123d). Da sie nicht regelmäßig vorhanden ist, stellt sie kein Charakteristikum der Haustorienmorphologie dar.

5. Extrahaustoriale Membran: Eine entscheidende Rolle in der Wirt-Parasit-Beziehung kommt der extrahaustorialen Membran zu. In keiner Phase ihres Wachstums sind die Haustorien befähigt, diese Barriere in intakten Zellen zu durchbrechen. Mehrmals wurde nachgewiesen, daß extrahaustoriale Membran und Plasmalemma der Wirtszelle miteinander in Verbindung stehen. COFFEY & WILSON (1983) konnten aufzeigen, daß die extrahaustoriale Membran andere Färbeeigenschaften besitzt als die Cytoplasmamembran. Der eigene Terminus scheint daher berechtigt. BRACKER (1968) bezeichnet die Färbung der extrahaustorialen Membran gegenüber der des Plasmalemmas als verstärkt. Speziell an Melampsora lini konnten LITTLEFIELD & BRACKER (1972, zitiert in BUSHNELL 1972:164) nachweisen, "that the extrahaustorial membrane lacked the particulate material seen on plasmabranes in freeze-etch specimens, and that the extrahaustorial membrane stained lightly whereas the plasma membrane of the host stained intensely with periodate-chromate-phosphotungstate." Nach HIRATA & KOJIMA (1962) beruht dies möglicherweise auf verstärkter Ca-Einwirkung. HIRATA (zitiert in BUSHNELL 1972:161): "found a correlation between calcium content and susceptibility of barley epidermal cells to powdery mildew and speculated that the cell falls into an unstable condition unless calcium or other divalent ions are present in concentrations sufficient to allow host cytoplasm to adjust physically to the intruding haustorium." Eine intakte Plasma membran ist für das Überleben der Wirtszelle absolut notwendig. Damit ließe sich auch erklären, daß infizierte Zellen selbst bei ständigem Stoffentzug überhaupt am Leben bleiben können. Nach THATCHER (1939) soll sich die Permeabilität der Plasmamembran nach einem Befall sogar erhöhen! Selbst wenn das Cytoplasma schon starke

Desorganisationserscheinungen zeigt (Abb. 87i), ist sie noch unversehrt (vgl. BRACKER 1968). Die zentrale Bedeutung der extrahaustorialen Membran wird bei LITTLEFIELD & BRACKER (1972) besonders hervorgehoben. Metabolite diffundieren ihren Angaben zufolge nicht vom Pilz in Richtung Wirtszelle; vermutlich sei die extrahaustoriale Membran die kritische Barriere, über die der Austausch von Nährstoffen zwischen Parasit und Wirt gesteuert wird. Die morphologische Basis dafür könnte - so LITTLEFIELD & BRACKER - in der speziellen Struktur dieser Membran gesehen werden.

Mit Vertretern der Peronosporales, Erysiphales, Uredinales, Exobasidiales und der Ustilaginales s.l. wurden aus den verschiedensten Pilzgruppen ebenso verschiedene Haustorientypen vorgestellt.
Besonders wenn ein ausgefallener Haustorientyp vorliegt, drängt sich die Frage auf, ob die Morphologie dieses für obligate Parasiten lebenswichtigen Organs möglicherweise gattungs- oder familienspezifisch ist oder überhaupt eine systematische Relevanz besitzt.
Als erstes ist in diesem Zusammenhang zu prüfen, ob ein bestimmter Haustorientyp durch den Wirt oder den Parasit festgelegt ist. Diesem Problem u.a. ging FRAYMOUYH (1956) in ihren Untersuchungen über die Haustorien der Peronosporales nach. Ihren Angaben zufolge besteht keine Beziehung zwischen der Familie, zu der die jeweilige Wirtspflanze gehört und der Form, die das Haustorium eines Parasiten annimmt. Konkret heißt das, daß jeder der von FRAYMOUTH überprüften Mehltaue (Peronospora-, Pseudoperonospora-, Bremia-, Plasmopara-, Albugo-Arten), gleich welchen Wirt er parasitierte, stets die gleiche Haustorienform ausbildete. Die Morphologie eines Haustoriums ist also für den Parasiten spezifisch. Ob nun ein bezüglich des Wirtsspektrums höher spezialisierter Parasit ein komplizierteres Haustorium ausbildet als eine Art, die ein breites Wirtsspektrum besitzt, läßt sich ansatzweise durch Arbeiten von BERLIN & BOWEN (1964) bzw. HOHL & STÖSSEL (1976) beantworten. Danach sieht es so aus, daß Albugo candida, die auf Arten der Brassicaceen vorkommt, ein morphologisch komplizierteres Haustorium ausbildet als Phytophthora infestans, das innerhalb der Solanaceen nur Arten einer Gattung (allenfalls zwei) befällt. Die Haustorien von Ph. infestans werden als 'small and simple' (BLACKWELL 1953) oder sogar als 'rudimentär' (YARWOOD 1956) bezeichnet. Dies könnte so interpretiert werden, daß ein Parasit mit unspezifischem Wirtsspektrum sich bei verschiedenen Wirten auf jeweils verschiedene Faktoren oder Bedingungen einstellen muß, z.B. unterschiedlich harte oder weiche Gewebe, harte Cuticula

etc. und daher einen Haustorienmechanismus benötigt, der absolut funktionsfähig sein muß und einen entsprechend verfeinerten Aufbau besitzt. Im Gegensatz dazu 'kennt' der bezüglich seiner Wirtsauswahl hochspezialisierte Parasit seinen 'Wirt' genau und es evoluierte ein entsprechendes Haustorium, das nur bei diesem und keinem anderen Gewebetyp absolut funktionieren muß und es tatsächlich auch nur dort in vollem Umfang tut. Trotzdem kann - von diesem Beispiel ausgehend - gesagt werden, daß die Komplexität eines Haustoriums nicht unbedingt auf einen wenig oder höher evoluierten Parasit rückschließen läßt. Erysiphe graminis, ein unitunicater, dem operculaten Typus ähnelnden Ascomyceten, bildet als ein obligat biotropher Parasit, ein morphologisch kompliziertes Haustorium aus (BRACKER 1968), das denen der Uredineen sehr nahe kommt, sich aber durch die Ausbildung von lobenartigen Verzweigungen charakteristisch unterscheidet. Sclerotinia fructigena, ein unitunicater inoperculater Ascmycet, gehört zu den Helotiales, die durch eine hohe Fruchtkörperdifferenzierung charakterisiert sind. An der genannten Art konnte CALONGE (1969) als intrazellulare Strukturen lediglich Hyphen feststellen. CALONGE selbst sieht in der Ausbildung von intrazellularen Hyphen einen weiteren Schritt weg vom spezialisierten Parasitismus. Intrazellulare Hyphen neben Haustorien s.str. kommen außer bei einigen Vertretern der Gattung Phytophthora (BLACKWELL 1953) auch noch bei den Uredineen vor (wenn man sich nach der Terminologie von LITTLEFIELD & HEATH 1979 oder GOLD & LITTLEFIELD 1979 richtet). Die Uredinales wiederum sind in der Uredo- und Teleutophase durch einen ganz eigenen Haustorientyp ausgezeichnet.

Wie die Uredinales scheinen die Exobasidiales eine speziellen Haustorientyp zu besitzen, der besonders durch die unterbrochene extrahaustoriale Matrix (hier als Haustorienkappen ausgebildet) auffällt.

Den Untersuchungen zufolge, die über die Ustilagineen s.str. bekannt sind, kann man davon ausgehen, daß diese nicht-obligat parasitischen Organismen der Heterobasidiomyceten außer intrazellularen Hyphen keine speziellen Haft- oder Absorptionsorgane ausbilden. Zwar wird gelegenlich über die Bildung von Apressorien berichtet (BATTS 1975 bei Ust. tritici) oder an anderer Stelle über Ust. carbo (FISCHER v. WALDHEIM 1869/70) von kurzen 'knäueligen Zweiglein' in der Zelle. Bei letzterem könnte es sich durchaus um reguläre Verzweigungen handeln, die nach KOLK (1930) bei Ust. avenae häufig vorkommen. Die sorgfältigen Zeichnungen FISCHER v.WALDHEIMs erinnern auch eher daran als an echte Haustorien. Übereinstimmend berichten jedoch die meisten der Autoren, daß die Hyphen der Ustilagineen s.str. von Zelle zu Zelle weiterwachsen. Die eigenen

Untersuchungen von Thec. sem.-conv. bestätigen das. Es scheint mir gerechtfertigt, hier von intrazellularen Hyphen und nicht von Haustorien zu sprechen. Die Zellen des Wirtes werden nicht gezielt befallen, mit größter Regelmäßigkeit als Passierweg benutzt und eine vermutlich tatsächlich fehlende extrazellulare Matrix läßt vermuten, daß die Nahrungsaufnahme im intrazellularen Bereich nicht von der in den Zellzwischenräumen verschieden ist.

Hiervon unterscheiden sich die Verhältnisse bei den untersuchten Tilletiales gravierend. Sie zeichnen sich durch einen charakteristischen Haustorientyp aus. An der wohl ausgeprägten extrahaustoriale Matrix wird offenbar, daß ein - reger wie auch immer gearteter - Austausch zwischen Wirt und Parasit stattfinden muß. Der bei Gin.- und Urocystis-Arten gefundene Haustorientyp wurde in ähnlicher Form auch bei Doassansia deformans und Entyloma nympheae (hier allerdings mit einem großen Apressorium!) beschrieben. Gerade die Typusart der Gattung Urocystis scheint sich in ihrer Haustorialstruktur vom Rest der Gruppe zu unterscheiden. Nachdem WOLFF (1873) diese bereits als fadenförmige Haustorien bezeichnete, werden sie von LING (1940) sogar als intrazellulare Hyphen bezeichnet. Seine Zeichnungen (hier unter Abb. 164 wiedergegeben) lassen tatsächlich mehrkernige intrazellulare Hyphen erkennen (Fig. B). Doch kommen die Fig. A und C der bei anderen Urocystis-Arten bekannten Struktur näher. Möglicherweise spalten sich die Grasbrände vom Rest der Gruppe ab, deren Arten vornehmlich Ranunculaceen und Liliaceen parasitieren. Eigene Untersuchungen haben bei Urocystis agropyri ein geringfügig abweichendes Merkmal im Haustorienbereich ergeben. Weitere Untersuchungen an Grasbränden können Aufklärung darüber geben, ob die abweichende Haustorienmorphologie in dieser Gruppe ein konstantes Merkmal ist.

Da Doassansia- und Entyloma-Arten einen ganz ähnlichen Haustorientyp ausbilden wie Ginanniella- und Urocystis-Arten, wäre zu prüfen, ob die Morphologie der Haustorien nicht nur innerhalb einer Gruppe gleich sein kann, sondern vielleicht generell innerhalb natürlicher Verwandtschaften ähnlich bleibt. So ist z.B. für die hinsichtlich ihrer systematischen Stellung kontrovers diskutierte Gruppe der Graphiolales eine Haustorienmorphologie bekannt (OBERWINKLER & al. 1982), die jeweils in bestimmten Punkten der von Rost- und Brandpilzen durchaus vergleichbar ist. Die von FISCHER (1883) bereits in Betracht gezogene Stellung in Nähe der Brandpilze ließe sich durch die feinstukturelle Untersuchung der Haustorien eventuell besser klären.

Neben der Haustorienmorphologie scheinen die Ustilaginales s. str. und Tilletiales auch im Grad oder der Intensität des Parasitismus zu differieren.

Wenigstens trifft dies für die untersuchten Vertreter aus beiden Gruppen zu. Ein direkter Vergleich der intrazellularen Hyphen von Thec. sem.-conv. mit dem Haustorium beispielsweise von Ur. galanthi legt die Vermutung nahe, daß die Interaktion von Wirt und Parasit bei der Urocystis-Art stärker und spezifischer ist. Feinstrukturell äußert sich dies in der markanten extrahaustorialen Matrix, die die Haustorien, abgesehen von der Morphologie, signifikant von allen extrazellular wachsendem Mycel unterscheidet. Bei Thec. sem.-conv. dagegen können interzellulare von intrazellularen Hyphen oft nur schwer oder gar nicht unterschieden werden.

Neben der Basidienmorphologie (OBERWINKLER 1977), der Fähigkeit zur Knospung der Basidiosporen, der Struktur des Septenporus scheint die Ausdifferenzierung intrazellularer Strukturen, ob nun als Hyphe oder Haustorium, ein weiteres Merkmal zu liefern, das die Trennung der Brandpilze bereits auf Ordnungsebene rechtfertigt.

Septenporen

Die systematische Relevanz von Septenporen ist heute allgemein anerkannt. Nach der Entdeckung des Doliporus-Parenthesom-Komplexes durch GIRBARDT (1958) schälten sich durch weitere Untersuchungen zwei Grundtypen von Septenporen heraus: das einfachporige Septum der Ascomyceten mit einem 'pore-plug' und fehlendem Parenthesom sowie der für Basidiomyceten typische Doliporus mit Parenthesom (MOORE & MC ALEAR 1962). Doch erwies sich dieses dichotome System bald als zu simplifiziert. So entdeckten REICHLE & ALEXANDER (1965) bei Fusarium solani f. phaseoli multiperforierte Septen mit WORONIN-Körpern und pore-plugs. KREGER-VAN RIJ & VEENHUIS (1969, 1971) beschrieben bei Endomycopsis platypodis und E. monospora, zwei Ascomyceten-Hefen, einen Porentyp, der ihren Beobachtungen zufolge dem bei Basidiomyceten beschriebenen sehr ähnlich ist. Auch innerhalb der Basidiomyceten mußte das vereinheitlichte System mehr und mehr zugunsten eines sehr viel feiner differenzierteren aufgegeben werden. Die unterschiedliche Ausgestaltung der Parenthesome erlaubte vor allem innerhalb der Heterobasidiomycetes eine Aufteilung in mehrere Gruppen, die z.T. anhand ihrer speziellen Porenkappen charakterisierbar sind (KHAN & KIMBOUGH 1982). In manchen Gruppen sind sie durchgehend nicht vorhanden, z.B. bei den Rostpilzen (KHAN & KUMBROUGH 1982). Die Einteilung der Basidiomycetes s.l. in Teliomycetes, Ustomycetes und Basidiomycetes erfolgt bei KREISEL (1983) u.a. aufgrund eines für jede Klasse charakterisitschen Septentyps.

Der Septenporentyp wurde früh als ein konservatives Merkmal erkannt und obwohl zu ihrer Zeit noch wenig vergleichende Untersuchungen vorlagen, wiesen 1965 WILSENACH & KESSEL darauf hin, daß Abänderungen des Septenporus möglicherweise phylogenetische Bedeutung hätten. MOORE (1971, 1978a), TU & KIMBROUGH (1978) und KHAN & KIMBROUGH (1982) bestätigten durch zahlreiche weitere Untersuchungen WILSENACHs & KESSELs Vermutung und stellvertretend für alle sei ein Zitat aus KHAN & KIMBROUGH (1982:642) wiedergegeben: "Although considerably more information is needed, the evidence we discuss suggests that the evolutionary sequence of the entire group of Basidiomycetes may be closely related to the septal pore structure."

Über die physiologische Bedeutung der Septenporen wird auch heute noch spekuliert, doch wird weitgehend die von WILSENACH & KESSEL (1965), MOORE (1965) bzw. EHRLICH & al. (1968) vertretene Meinung akzeptiert, daß durch Septenporen

die Wanderung von Kernen verhindert und somit der karyologische Zustand einer ausdifferenzierten Hyphenzelle erhalten, dennoch aber ein genereller Austausch von cytoplasmatischem Inhalt zwischen den Zellen nicht unterbunden wird.
Nachfolgend soll nun ein kurzes Resume der vor allem bei Brandpilzen bekannten Septenporentypen gegeben werden.

Ustilaginales s.str.

Innerhalb der phragmobasidialen Brandpilze herrscht über das Vorkommen von Septenporen noch weitgehend Unklarheit.
ROBB (1972) untersuchte Septen in der Metabasidie von Ustilago hordei und konnte dort keine Poren finden. Argumentierend mit WELLS (1964), der bei Exidia nucleata ein Schließen von Poren häufig am Übergang von plasmahaltigen zu entleerten Zellen feststellte, erklärt ROBB das Fehlen von Poren bei Ust. hordei in der Metabasidie mit dem hochspezialisierten System dieses Organs. Nach Ablauf der Meiose enthalte jede Zelle ihr eigenes, festgelegtes Kernbesteck.
MOORE (1971) und JOHNSON-REID & MOORE (1972) berichten von Rhodo- und Leucosporidium-Arten über das Vorkommen eines einfachen, dem Ascomycetentyp vergleichbaren Septenporus. Beide Gattungen werden als saprobe Vertreter der Brandpilze angesehen (z.B. DONK 1972, IV:120f).
Ust. scabiosae scheint nach Untersuchungen von SCHMITTER (1982) keine Poren zu besitzen.
DEML (1977), DEML & OBERWINKLER (1981), DEML & al. (1985) untersuchten folgende Arten der Ustilaginales s.str.: Schizonella melanogramma, Sorosporium saponariae, Sphacelotheca andropogonis, Sphac. polygoni-persicariae, Sphac. sorghi und Ust. nuda. Außer bei Sphac. polygoni-persicariae waren in den Hyphenquerwänden keine Poren nachweisbar. Vereinzelt traten jedoch in der Mitte der Septen mehr oder weniger deutliche Aufwölbungen der Zellwände auf. DEML interpretierte diese Strukturen nicht als echten Poren vergleichbar. Die Untersuchungen der Metabasidie von Sphac. polygoni-persicariae (DEML & al 1985) zeigte zum ersten, daß die Septenbildung während der Reifeteilung stattfindet und daß diese Septen vorübergehend einen winzigen Porus besitzen. Mit zunehmender Reife der Basidien wird dieser Porus geschlossen. Er bleibt zwar noch in Form einer winzigen Unterbrechung der Querwandmittellamelle sichtbar, doch zieht sich das Plasmalemma beidseitig über die Porusöffnung hinweg.
Ebenfalls nur winzige Poren konnten RAMBERG & MC LAUGHLIN (1980) und O'DONNELL

& MC LAUGHLIN (1984) in den Basidien von Ust. maydis feststellen. Die zentrisch oder exzentrisch liegenden Poren sind mit 45 - 180 x 17 - 28 nm sehr klein. Die Hyphenquerwände sind im Porusbereich leicht verbreitert, doch ist diese Anschwellung nur auf einem einzigen Ultradünnschnitt zu sehen. Nach O'DONNELL & MC LAUGHLIN (1984) überzieht das Plasmalemma der Zelle den Septenporus ohne jegliche Unterbrechung.

Eigene Beobachtungen an Thecaphora seminis-convolvuli lassen vermuten, daß auch bei dieser Art ein winziger Porus vorhanden ist. In der 'Basidie' konnten Poren nicht ganz sicher nachgewiesen werden (vgl. Abb. 28e, f). Eine unterbrochene Mittellamelle läßt die Existenz eines Porus nur erahnen. Dieser Porus wäre allerdings winzig klein. Ebenfalls relativ klein, sind Öffnungen in den Hyphenquerwänden (Abb. 20a, b, c). Wenn die Folge der Ultradünn-Serienschnitte ungünstig liegt, ist auch nicht die winzige Öffnung (ca. 0,05 um!) zu sehen - in Abb. 20a, b dargestellt, die als ein nicht median angeschnittener Porus interpretiert wird. Das Plasmalemma überzieht den ganzen Bereich und ist lediglich dicht neben dem vermutlichen Porus ein wenig aufgewölbt. Es ist nicht anzunehmen, daß es sich bei diesen 'Unterbrechungen' in der Hyphenquerwand um echte Poren handelt (i.S. der Ausführung irgendeiner Funktion im ausdifferenzierten Zustand). Ein eigener Porusapparat ist nicht erkennbar und es wird angenommen, daß die aufeinanderstoßenden Hyphenwände bei der gegenseitigen Berührung diese kleine Öffnung in der ausdifferenzierten Querwand freigelassen haben. Auf diese Weise könnten eventuell auch Aufwölbungen des Septums ungefähr in der Mitte einer Querwand erklärt werden oder die Tatsache, daß bei Sphacelotheca polygoni-persicariae die Mittellamelle im Zentrum des Septums nach oben bzw. unten abbiegt. Es ist schwer vorstellbar, daß durch derart winzige Öffnungen in der Septenwand, wie sie vermutlich auch bei Thec. seminis-convolvuli vorhanden sind, noch ein Austausch von cytoplasmatischem Inhalt ablaufen kann. Wenn man aber von Poren spricht, impliziert dies neben einer eigenen Struktur auch eine Funktion. Beides dürfte bei den bisher bekannten Querwandöffnungen der Ustilaginales s.str. kaum vorliegen, das hieße, daß in dieser Gruppe ein echter Porus fehlt. Doch liegen noch zu wenig Untersuchungen in dieser Richtung vor, um verallgemeinernde Aussagen treffen zu können.

Wie aber sieht es bezüglich der Septenporen im Umfeld der phragmobasidialen Heterobasidiomyceten aus? Tilletiaria anomala (BANDONI & JOHRI 1972) besitzt eine phragmentierte Basidie des Ustilago violacea-Typs (nach der BREFELDschen Einteilung der Ustilago-Gruppe 1883, V:164ff) und ein Mycel, das vegetative

Ballistosporen erzeugt: BANDONI & JOHRI (1972) stellten daher Tilletiaria anomala in die Nähe der Tilletia-Gruppe im Gegensatz zu OBERWINKLER (1978), der eine Verwandtschaft mit den Ustilaginales s.str. als wahrscheinlich erachtet oder MOORE (1980), der diese Art als Typ einer neuen Familie - Tilletiariaceae MOORE, fam. nov. - interpretiert und in ihr ein Verbindungsglied zwischen den Septobasidiales und den Auriculariales sieht. Unterstützt wird nach MOORE diese Annahme durch die Ultrastruktur des Septenporus. Die Septen von Tilletiaria anomala haben kleine Doliporen (50 - 110 nm) und kein Parenthesom. MOOREs elektronenmikroskopische Aufnahmen lassen zwar eine genaue Interpretation nicht zu, doch ist ein einfacher Porus deutlich erkennbar und scheint nach MOOREs Angaben größer zu sein als der von Ust. maydis mit ca. 20 nm (RAMBERG & MC LAUGHLIN 1980). Auch die Sequenzierung der 5S rRNA kann die systematische Stellung von Tilletiaria anomala nicht klären, da es keinem Cluster zugeordnet werden kann, sondern eine isolierte Stellung einnimmt (BLANZ & GOTTSCHALK 1984, GOTTSCHALK 1985).

Eine Gruppe, die nach ihrem Erstbeschreiber (FISCHER 1883) sowie JORSTAD (1935) und aufgrund neuerer Untersuchungen von OBERWINKLER & al. (1982) ebenfalls in die Nähe des Rost-Brandpilz-Komplexes gestellt wird, sind die Graphiolales. Graphiola phoenicis besitzt einfache Poren, deren Gestalt je nach Stadium des Ontogeniezyklus verschieden ist. Elektronendichte Bänder bedecken oft die Porusöffnung; vermutlich handelt es sich hier um Membranen, die den Porus abdecken (BAUER, pers. Mitteilung). Doch sind auch sie nicht immer nachweisbar.

Bei den Atractiellales, gastroiden und auricularioiden Heterobasidiomyceten, konnten OBERWINKLER & BANDONI (1982a) einfache, rostpilz-ähnliche Poren nachweisen. Diese sind bei manchen Arten mit einem pore-plug verschlossen. Aufgrund des Porentyps, der Basidienmorphologie, der Sporenbildung und der Keimung sehen die Autoren eine Verbindung zwischen den gastroiden stilboiden Heterobasidiomyceten einerseits und den Gruppen der Uredinales, Septobasidiales, Ustilaginales s.str. und Auriculariales (excl. Auricularia-Hirneola-Arten) andererseits.

Tilletiales

Auch die holobasidialen Vertreter der Brandpilze sind bezüglich der Septenporen nur lückenhaft untersucht. Nach Untersuchungen von MOORE (1971) besitzen Arten der Gattungen Cintractia, Entyloma und Tilletia in ihren Septen keine Poren. Dagegen konnte DEML (1977) bei Entyloma nympheae einen Porus mit ausge-

prägtem Parenthesom bzw. einen Doliporus mit undeutlich ausgebildeter Porenkappe bei Entyloma arnoseridis, Ent. thirumalacharii, Tilletia caries und Till. foetida nachweisen. Der Autor interpretiert seine Ergebnisse dahingehend, daß bei Tilletia und Entyloma Doliporen mit Parenthesom vorhanden sein können und daß sich stets Unterschiede in ihrer Ausgrägung zeigen. Den gleichen Porusaufbau konnten DEML & OBERWINKLER (1981) für Entorrhiza casparyana nachweisen. Auch hier ist - Tilletia caries und Till. foetida vergleichbar - das Prenthesom nur undeutlich ausgebildet. Innerhalb der Gattung Entyloma ist laut OBERWINKLER & BANDONI (1982a) die Porusstruktur sehr variabel. Ent. ficariae besitzt modifizierte einfache Poren ähnlich wie die von Doassansia und Melanotaenium. BAUER (1985) berichtet bei Ent. microsporum ebenfalls von einfachen Poren, deren Poruskanal mittels einer einfachen Membran verschlossen ist (vgl. auch OBERWINKLER 1985).

Eigene Untersuchungen wurden an den vorne aufgelisteten Ginanniella- und Urocystis-Arten durchgeführt. Überraschenderweise war der Septenporus bei allen untersuchten Arten weitgehend gleich; die einzige Ausnahme bildete Ur. agropyri. Wie bei den anderen Arten ist das Plasmalemma im Normalfall von den den Porus verschließenden "Doppelmembranen" nicht eindeutig abgesetzt. An seiner engsten Stelle ist der Kanal im Schnitt ca. 57 nm breit. Die Doppelnatur der "Membranen" ist nur bei gut fixierten Zellen sichtbar, dort aber unzweifelhaft. Daß des öfteren die äußere der Membranen aufgeplatzt oder stark aufgewölbt ist im Gegensatz zur inneren (z.B. Abb. 60b, Abb. 138b), wird nicht auf eine verschiedene Beschaffenheit zurückgeführt. Dies rührt vermutlich viel eher daher, daß z.B. einem veränderten osmotischen Druck oder einer allgemeinen Veränderung des cytoplasmatischen Inhalts zuallererst die äußere Membran ausgesetzt ist. Da die inneren "Membranen" stets unversehrt waren, kann eine vielleich vorübergehend zu starke Strömung von Plasma nicht für die deformierte Außenmembran in Frage kommen. Indirekt kommt durch diese Tatsache auch die Eigenständigkeit jeder der vier "Membranen" zum Ausdruck.

Räumlich gesehen und halbschematisch dargestellt, sind die beiden "Doppelmembranen" als zwei den Poruskanal abdichtende Deckelchen vorzustellen (Abb. 168). Es stellt sich nun die Frage, ob diese "Membranen" in irgendeinem Zusammenhang mit dem Plasmalemma stehen? Da sie gleiche oder zumindest ähnliche Fixierungseigenschaften besitzen wie die Cytoplasmamembran, dürften sie auch eine ähnliche Struktur wie diese haben. Einige Aufnahmen machen eine direkte Verbindung von den den Porus überziehenden äußeren "Membranen" und der Plasmamembran wahrscheinlich (Abb. 60, Abb. 131, besonders Abb. 98a). Doch ist

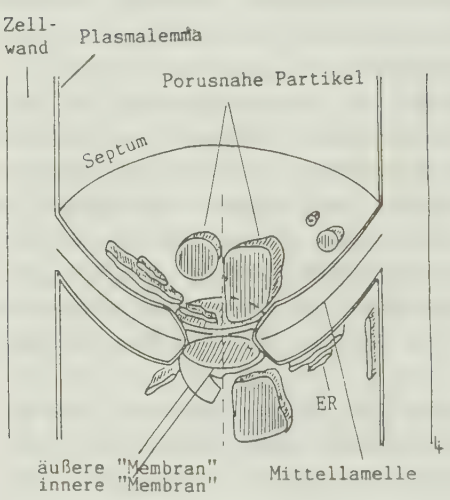


Abb. 168: Septenporus der Ginanniella- und Urocystis-Arten.

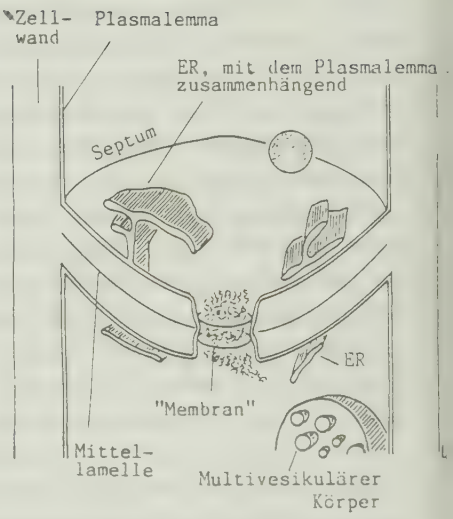


Abb. 169: Urocystis agropyri - Septenporus.

Halbperspektivische und schematische Darstellung. Die senkrecht stehende, gestrichelte Linie von Abb. 168 soll ausdrücken, daß die Septenporen manchmal von Partikeln verstopft werden, in anderen Fällen sich dagegen endoplasmatisches Retikulum oder kleinere, kugelige Körper in Nähe der Poren befinden.

andererseits auch zu beobachten, daß zwischen beiden "Membranen" eine deutliche Lücke klafft (Abb. 88b) bzw. das Plasmalemma ein "Membrananhängsel" aufweist, wo noch die intakte "Doppelmembran" vorhanden ist (Abb. 138b: rechte Zellhälfte, unterer Septenteil). In keinem Fall konnte jedoch ein Zusammenhang oder eine Verbindung zwischen den inneren "Membranen" gesehen werden. Die inneren "Membranen" scheinen nicht an Änderungen oder Bewegungen untereinander oder manchmal auch der jeweils äußeren "Membran" gebunden zu sein. Da sie sich aber häufig in ihrer Lage den "Außenmembranen" anpassen, wird von einer "Doppelmembran" auch i.S. einer funktionellen Einheit gesprochen. Im Bezug zu den Hyphenquerwänden gesehen, ist die Anordnung der "Doppelmembranen" sehr verschieden. Manchmal sind sie gerade ausgestreckt (Abb. 88a, b; Abb. 124d, e, f; Abb. 169), in den meisten Fällen leicht aufgewölbt (Abb. 98c; Abb. 131a, b, c;

Abb. 138) und selten fast zu einem Kreis aufgeblasen (Abb. 107a). In der Nähe des Septenporus und parallel zum Septum befindet sich oft endoplasmatisches Retikulum (Abb. 88, Abb. 115, Abb. 124f, Abb. 131b, Abb. 138b). Doch kann eine Herkunft der "Doppelmembranen" von diesem Membransystem nicht ausgeschlossen, aber auch nicht bewiesen werden. Es ist auch kaum vorstellbar, daß ein Stück endoplasmatisches Retikulum in den Poruskanal quasi eingesetzt wird, obwohl es sich nachweislich auch durch den Kanal hindurch erstrecken kann (KREGER-VAN RIJ & VEENHUIS 1969).

Häufig sind in Porusnähe auch elektronendichte Partikel zu sehen (Abb. 60d, e; Abb. 76). Es hat den Anschein, als ob sie durch den Kanal gechleust würden. Dies dürfte wegen der porenlosen "Doppelmembran" aber unmöglich sein. Die Partikel sind manchmal nur auf einer Seite zu sehen (Abb. 76a, d; Abb. 131a, b), manchmal bedecken sie den Porus beidseits (Abb. 60d, e; Abb. 98c; Abb. 131c; Abb. 168). Wenn die Partikel vorhanden sind, dann werden die "Doppelmembranen" von diesen Partikeln meist vollständig bedeckt (z.B. Abb. 131b), seltener nur bis zur Hälfte (Abb. 98c). Ein deutlich sichtbarer Spalt kann dabei "Membran"-Komplex und Partikel trennen (Abb. 98c: Pfeil).

Urocystis agropyri, der einzige auf Gräsern vorkommende und untersuchte Brandpilz, scheint in der Septenporenmorphologie vom Rest der Gruppe abzuweichen (Abb. 146, Abb. 169). Das Septum ist proximal nur unwesentlich verjüngt. Der Porusrand ist sehr gerade, nur die Mittellamelle bildet einen kleinen Vorsprung ins Kanalinnere. Dieser ist bis auf den Bereich der vorstoßenden Mittellamelle überall gleich breit (ca. 8,3 nm). Er ist bei Ur. agropyri nur durch zwei einfache "Membranen" abgedeckt. Die "Membranen" setzen nicht am Porusrand an, sondern in unmittelbarer Nähe der Mittellamelle (Abb. 146f, Abb. 169). Mit dem Plasmalemma der Zelle stehen sie in keinem nachweisbaren Zusammenhang, auch nicht mit dem endoplasmatischem Retikulum. Zwischen den "Membranen" und im Poruskanal befindet sich eine elektronendichte Masse, die aber nicht unbedingt mit dem Porus korreliert sein muß.

Wie ist der Septenporentyp bei anderen holobasidialen Heterobasidiomyceten gestaltet bzw. wo treten ebenfalls einfache Septenporen ohne Parenthesom auf? Die Vertreter der Filobsidiales besitzen mit Filobasidium capsuligenum einen Doliporus mit U-förmigen Vesikeln, bei Filobasidium floriforme dagegen fehlt ein Parenthesom (TU & KIMBROUGH 1978) und auch bei Filobasidiella neoformans ist zwar ein Doliporus, aber kein klares Parenthesom nachgewiesen (KWON-CHUNG & POPKIN 1976). Die zweite Gattung der Filobasidiaceae, Filobasidiella, weist nach KWON-CHUNG (1976), KWON-CHUNG & POPKIN (1976) einen deutlichen Doliporus

auf, dessen Kanal symmetrische Bänder dunkler und hellerer Substanz aufweist. Dabei ist das äußere, dunklere Band wiederum aus verschiedenen Schichten aufgebaut. Ein Parenthesom ist nicht vorhanden. TU & KIMBROUGH (1978) beschreiben für Filobasidiella neoformans eine Ansammlung unorganisierter parenthesomaler Vesikel, die offensichtlich die Porenkappe ersetzen. Eine weitere Art dieser Gattung, Filobasidiella arachnophila, besitzt ebenfalls Doliporen ohne Parenthesom, aber wiederum mit deutlich sichtbaren elektronendichten Bändern im Poruskanal (KHAN & al. 1981). Den von OLIVE (1968) aufgelisteten Charakteristika der Filobasidiaceae, die diese mit den Brandpilzen verbinden, fügen KHAN & KIMBROUGH (1982) noch die simplifizierte Septenstruktur zu.
Ebenfalls Bänder im Kanal eines Septenporus beschreiben OBERWINKLER & BANDONI (1982b) und OBERWINKLER & al. (1984) für Vertreter der Carcinomycetaceae. In dieser Familie werden holobasidiale, mycoparasitische Heterobasidiomyceten zusammengefaßt, die zudem durch Haustorien, knospende Basidiosporen, Konidienbildung und eben den Septentyp charakterisiert sind. Die Septen sind Doliporen ohne Parenthesom, deren Öffnung durch streifenartige Bänder (als 'banded material' bezeichnet) verschlossen sind. Angaben über die Herkunft der Bänder finden sich hier - wie auch bei KHAN & al. (1981) - nicht.
Daß sich die Cytoplasmamembran durch die Poren von Zelle zu Zelle fortsetzen kann, ist bekannt (z.B. MOORE 1962, DYKSTRA 1974). In der von mir eingesehenen Literatur fanden sich an keiner Stelle Hinweise darauf, ob die Cytoplasmamembran im Bereich des Porenkanals weiter ausdifferenziert werden kann. Des weiteren ist der Zusammenhang zwischen endoplasmatischem Retikulum und Parenthesom mehrmals untersucht worden (z.B. WELLS 1964, GIESY & DAY 1965, MC LAUGHLIN 1980). Aber auch hier ist nichts darüber bekannt, ob ER-Partikel in den Poruskanalbereich als feste Bestandteile eventuell integriert werden können. Membranen, auch einfache, in Porusnähe sind bei den Uredinales nicht unbekannt. Die den Porus umgebende Marix ist nach EHRLICH & al. (1968:1021) teilweise von einer Membran umgeben, die die Autoren folgendermaßen beschreiben: "The boundary membrane is not as definite a structure as the septal pore cap observed in ... Basidiomycetes although it also appears to originate from the ER." Der einzige entdeckte Hinweis, aus dem klar hervorgeht, daß sich ER auch durch den Poruskanal fortsetzen kann, findet sich bei KREGER-VAN RIJ & VEENHUIS (1969). An Entomycopsis platypodis, einer Ascomyceten-Hefe, stellten sie folgende Besonderheit fest. In Porusnähe ist das Septum angeschwollen und zwei dunkle Körper bedecken den Porus beidereits. Sie sind durch eine Membran verbunden, die sie beide vollständig umgibt. Aus Abb. 1 der zitierten Arbeit

geht hervor, daß sich das ER durch den Porus von Zelle zu Zelle erstreckt. Theoretisch könnte also die Herkunft der Doppelmembranen im Porusbereich bei den untersuchten Brandpilzen durchaus vom endoplasmatischen Retikulum stammen. Differenzierungen des endoplasmatischen Retikulums im nahen Porusbreich sind für Exobasidium rhododendri bei BLANZ (1978) erwähnt. KHAN & al. (1981b:2450) untersuchten weitere Exobasidium-Arten und beschrieben die Struktur des Septenporus wie folgt: " The center of the pore canal is often ocluded by electrondense plug. The plasmamembrane covering the cross wall at the pore is always covered with electron-dense material. ... The pore canal is sometimes traversed by a membranlike diaphragm at one or both ends." Die Autoren schließen, wie zuvor schon GRAAFLAND (1960) und TALBOT (1954), eine Beziehung zwischen den Exobasidiales und der 'Teliomyceten'-Gruppe nicht aus, im Gegensatz zu BLANZ (1978), der diese Gruppe eher in die Nähe der Dacrymycetales stellen würde.

Zwei Arten, die im Septenporus-Bereich frappante Ähnlichkeit mit dem der Ginanniella- und Urocystis-Arten aufweisen, finden sich in Sirobasidium magnum (MOORE 1978b) und Tetragoniomyces uliginosus (OBERWINKLER & BANDONI 1981). Tetragoniomyces uliginosus, eine Mycoparasit (Tetragoniomycetaceae) und Sirobasidium magnum (Sirobasidiaceae) sind beide Vertreter der Tremellales.

Beide Arten besitzen ein für die Tremellales typisches Parenthesom mit U-förmigen Vesikeln. Die Ähnlichkeit im Porusbereich kann sich daher natürlich nur unmittelbar auf den Poruskanal beziehen. Was hier also besonders interessant ist, sind die bei Tetragoniomyces uliginosus abgebildeten elektronendichten Bänder, die deutlich sichtbar am Porusrand und im Kanal ansetzen. Das ist auch bei Sirobasidium magnum der Fall. Bei hoher Vergrößerung (13500 x) sind in einer Arbeit von MOORE (1978b) in einer elektronenmikroskopischen Aufnahme (Fig. 1) zwei deutlich voneinander getrennte Bänder erkennbar, die diesseits und jenseits der Mittellamelle ansetzen; zusätzlich befindet sich ein einziges Band in der Poruskanalmitte. Ein Ausschnitt aus der Legende zu der zitierten Fig. 1 lautet (MOORE 1978b:115) folgendermaßen: "The septum contains within each orifice a band striated material ... from which there are evident microfibrills that radiate out toward and, in favorably sections, are seen to connect to elements of the parenthesomes."

Die Porusstruktur der meisten hier vorgestellten Gruppen läßt sich, obwohl eine gewisse Ähnlichkeit besteht, bis auf zwei Ausnahmen nur schwer mit der bei den Ginanniella- und Urocystis-Arten gefundenen vergleichen. Meistens ist ein deutlicher Doliporus ausgebildet. Im Poruskanal der tremellalen Vertreter

werden zumeist 'bands of striated material' beschrieben, die bei Sirobasidium magnum der bei den Urocystis-Arten gefundenen "Doppelmembran" täuschend ähnlich sehen. In der Nähe dieses streifenförmigen Bandes befindet sich allerdings das bereits erwähnte auffallende Parenthesom. Tetragoniomyces uliginosus (OBERWINKLER & BANDONI 1981) weist ähnlich wie Filobasidiella neoformans (KWON-CHUNG & POPKIN 1975) mehr oder weniger deutlich sichtbare Einzelbänder auf, wiederum in Verbindung mit dem Parenthesom des Tremella-Typs. Ganz ähnlich scheint der Porentyp der Carcinomycetaceen zu sein (OBERWINKLER & BANDONI 1982b). Tilletiaria anomala besitzt einen schwach ausgeprägten Doliporus (MOORE 1980). Entorrhiza casparyana (DEML & OBERWINKLER 1981b) bildet einen Doliporus mit undeutlichem Parenthesom und nicht näher identifizierbarem Material in der Kanalmitte aus. Die Hyphenquerwände von Tilletia spec. sind im Porusbereich schwach angechwollen und weisen nach einer schematischen Darstellung bei TU & KIMBROUGH (1978) ebenfalls streifenartige Bänder aus. Von Entyloma-Arten sind überwiegend einfache Septenporen (OBERWINKLER 1985) bekannt, gelegentlich leicht angeschwollen und mit einer Membran im Poruskanal (BAUER, pers. Mitteilung). Graphiola phoenicis zeigt in bestimmten Ontogeniestadien eine ähnliche Septenstruktur.

In keiner Gruppe aber sind Septenporen des Urocystis-Typs zu finden: Die Querwände sind nicht angeschwollen und der Poruskanal - außer bei Ur. agropyri - ist konstant durch zwei "Doppelmembranen" verschlossen. Deren Herkunft konnte nicht eindeutig geklärt werden. Entyloma ficariae und Ent. microsporum besitzen einen sehr ähnlichen Septenporus, dessen Öffnung aber nur von einer Membran verschlossen wird. Das gehäufte Auftreten auf Ranunculaceen, durchaus aber auch auf Arten vorkommend, die Familien mit abgeleiteten Merkmalen zugerechnet werden (vgl. HOLM 1961), und der ähnliche Septenporentyp weisen möglicherweise auf eine Verbindung zwischen beiden Gruppen hin. Doch sollte auch die Ähnlichkeit mit dem Porustyp einiger Exobasidium-Arten nicht unbeachtet bleiben.

Mangels vergleichender Untersuchungen an Septenporen von Tilletiales kann derzeit eine Wertung bzw. Einordnung des gefundenen Porentyps nicht getroffen werden. Doch scheint es, daß der Septenporus ein weiteres Merkmal darstellt, das die Trennung der Brandpilze bereits auf Ordnungsebene in zwei Gruppen rechtfertigt: Die Ustilaginales s.str. mit einer winzigen Öffnung in den Hyphenquerwänden, die möglicherweise keinen echten Porus darstellt, und die Tilletiales mit einfachen Poren, deren Kanal durch "Membranen" verschlossen ist, oder Doliporen, die unterschiedliche Parenthesomdifferenzierungen zeigen.

Nach den Vorstellungen von TU & KIMBROUGH (1978) - wonach Puccinia den primitivsten Porus innerhalb der Basidiomyceten darstellt, Tilletia einen schwachen Doliporus ohne Porenkappe besitzt, gefolgt von Filobasidium-Arten mit einem ausgeprägten Doliporus und cytoplasmatischen Vesikeln in Porusnähe, schließlich Tremella mit einem einzigartig ausdifferenzierten Parenthesom - wären Septenporen der Ginanniella- und Urocystis-Arten ihrer Komplexität nach zwischen den Porentypen von Puccinia- und Tilletia-Arten anzusiedeln (vgl. TU & KIMBROUGH 1978:464, Fig. 18).

Abschließende Wertung der für die Arten der Gattungen Ginanniella und Urocystis diskutierten Merkmale und sich daraus ergebende taxonomische Konsequenzen

1. Nebenfruchtform: Sie ist nur bei Gin.-Arten vorhanden. Bei Gin. primulicola an den Filamenten, bei Gin. trientalis auf der Blattunterseite. Mycelkonidien treten bei Gin. primulicola auf, bei Gin. trientalis möglicherweise als Schleuderkonidien. Innerhalb der Gattung Urocystis wurden Mycelkonidien bei Ur. agropyri nachgewiesen, statt dieser bildet Ur. galanthi leicht fragmentierende Hyphen an Kulturmycel aus.

2. Mycel: Die Arten beider Gattungen zeigen im Hyphenbereich gleiche Merkmale: Pseudosepten und Pseudoschnallen sind bei Gin. primulicola ebenso nachweisbar wie bei Ur. agropyri.

3. Sporenbildung: Sie läuft innerhalb beider Gattungen nach dem gleichen Modus ab. Die Verknäuelung und Verflechtung von Hyphen führt zu Sporenballen, deren Einzelzellen zunächst karyologisch gleich sind. Die Herausdifferenzierung der beiden Sporenarten erfolgt relativ spät.

4. Sporenmorphologie: Die Sporenballen setzen sich in beiden Gruppen aus zentralen HS und peripheren NS zusmmen. Die Größe der Sporenballen ist zwar bei den untersuchten Arten sehr verschieden, doch können typische Urocystis-Arten (z.B. Ur. paridis) den Durchmesser von Gin.-Arten erreichen.

5. Keimung: Gin. primulicola und Ur. galanthi bzw. Ur.ranunculi zeigen ein gleiches/vergleichbares Keimungsbild. Die Variation innerhalb beider Gattungen übertrifft die bei sicheren Ustilago-Arten bekannte nicht.

6. Septenporus: Gin. primulicola, Gin. trientalis und die untersuchten Urocystis-Arten besitzen den gleichen Septenporus: zwei Doppelmembranen verschließen jeweils den Kanal. Eine Ausnahme bildet Ur. agropyri: hier verschließen nur zwei einfache Membranen den Porus.

7. Haustorientyp: Auch in diesem Merkmal unterscheiden sich die beiden Gattungen nicht. Korallen- oder traubenförmige Haustorien, meistens dikaryotisch,

sind überall vorhanden. Eine Ausnahme bildet auch hier wieder Ur. agropyri mit einer abweichenden extrahaustorialen Matrix-Struktur.

Somit bliebe als mögliches Differentialmerkmal zwischen den beiden Gattugen die Nebenfruchtform übrig. Doch genügt ein Hinweis auf andere gut begründete Gattungen, bei denen nur ein Teil der Arten eine Konidiengeneration ausbildet, um ihr Vorhandensein allein als generisches Merkmal zu entkräften.

Es ließen sich aufgrund der Untersuchungsergebnisse an insgesamt 10 Arten aus beiden Gattungen keine Differentialmerkmale zwischen Ginanniella CIF. und Urocystis RBH. herausarbeiten. Lediglich innerhalb der Gattung Urocytis zeigt der einzige untersuchte Grasbrand Eigenheiten, die bei den anderen Arten nciht vorhanden bzw. anders ausgeprägt sind. Ob die Abweichungen durchgehend auch bei anderen Grasbränden auftreten, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Zusammenfassend kann gesagt werden: sowohl im feinstrukturellen als auch im lichtmikroskopischen Bereich zeigen sich zwischen Ginanniella CIF. und Urocystis RBH. höchstens graduelle Unterschiede. So gut wie keine existieren bei den als konservativ einzustufenden Merkmalen wie Basidienmorphologie, Septenstruktur und m.E. auch bezüglich des Haustorientyps. Darüber hinaus zeigen sich in beiden Gruppen gleiche Myceleigenschaften sowie ein übereinstimmender Modus der Sporenbildung und des Sporenballenaufbaus. Die Hülle der Nebensporen um die Hauptsporen variiert z.T. bereits auf Artebene so stark, daß sie nicht als Differentialmerkmal zwischen zwei oder gar drei Gattungen herangezogen werden kann (ULBRICH 1940 contra LIRO 1922). Auch die Nebenfruchtform kann nicht als generisches Merkmal gelten.
Wenn nun Ginanniella CIFERRI und Urocystis RABENHORST tatsächlich ein natürliche Gruppe von tilletialen Brandpilzen darstellen, wie müßte die neue Gattung benannt werden? Dem in der Einleitung Dargelegten zufolge müßte sie nach den Regeln der Priorität Tuburcinia FRIES heißen mit der Typusart T. orobanches. 1939 wurde aber Urocystis RBH. gegen Tuburcinia FRIES vom 'Nomenclature Committee of the British Mycological Society' zum nomen conservandum erklärt (WAKEFIELD 1939, ZUNDEL 1940). Wenn nun die neue Gattung Urocystis benannt wird, bleibt trotzdem eine Unstimmigkeit übrig. LÉVEILLÉ (1846) führte bei der Begründung von Polycystis unter der 'Sammelart' P. phompholygodes sechs verschiedene Wirte an: Colchicum autumnale, Anemone pulsatilla, Ranunculus bulbosus, Secale cereale, Anemone nemorosa und Muscari comosum. Jedem

dieser Wirte wird heute eine eigene Art zugerechnet. Nach den Regeln des Codes der Bot. Nomenclatur muß bei der Umbenennung einer Gattung die frühere Typusart übernommen werden. Die Typusart der neu- oder umbenannten Gattung wäre demnach Urocystis colchici. RABENHORST (1856) führt an dieser Stelle aber Ur. occulta an. Diese - im Sinne der heute gültigen Nomenclaturregeln - Unkorrektheit könnte dann zu einem ernsthaften Diskussionspunkt werden, wenn sich bestätigen sollte, was sich in dieser Arbeit ansatzweise herausgeschält hat: nämlich daß gerade die Grasbrände aufgrund feinstruktureller Merkmale aus der sonst einheitlichen Gattung ausscheren sollten.

Summa summarum: Wenn man beide Gattungen in einer zusammenfaßt und dabei alle Regeln berücksichtigt, hieße die neue und zugleich alte Bezeichnung Urocystis RABENHORST mit der Typusart Urocystis occulta.

V. ZUSAMMENFASSUNG

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, von den aufgelisteten Arten möglichst viele Merkmale im licht- und elektronenmikroskopischen Bereich zu erfassen, und diese auf ihre systematische Relevanz hin zu prüfen. Nachfolgend werden die einzelnen Punkte nochmals herausgegriffen, und alle Arten vergleichend gegenübergestellt.

1. Befallsbild

Die Art und Weise, wie Ginanniella primulicola und Thecaphora seminis-convolvuli ihre Wirte befallen und schädigen, zeigt auffallende Parallelen und doch markante Unterschiede. Bei beiden Arten ist die Nebenfruchtform im Androeceumsbereich lokalisiert. Thecaphora seminis-convolvuli befällt aber gezielt nur die Antheren, während Ginanniella primulicola an den Filamenten lokalisiert ist. Der jeweils andere Teil der Stamina zeigt dabei lediglich geringe Spuren des Befalls. Die zur Ordnung der Tilletiales gehörende Ginanniella primulicola steht damit vom makroskopischen Befallsbild her der zu den Ustilaginales s. str. gestellten Art, Thecaphora seminis-convolvuli, näher als einer Art aus der gleichen Gattung, nämlich Ginanniella trientalis. Die konidiogenen Hyphen überziehen bei dieser Art die gesamte Unterseite der Blätter von Trientalis europaea. Alle anderen Arten aus der Gattung Urocystis bilden keine makroskopisch in Erscheinung tretende Nebenfruchtform aus.

Bezüglich der Lokalisation der Hauptfruchtform bestehen wiederum eindeutige Parallelen zwischen Thecaphora seminis-convolvuli und Ginanniella primulicola. Bei beiden Arten werden die Sporenballen im Fruchtknoten ausgebildet. Thecaphora seminis-convolvuli zerstört dabei nur gelegentlich alle Samenanlagen, während bei Ginanniella primulicola dies stets der Fall ist. Hier wie dort werden die Sporenballen erst bei der Verrottung der Samenkapsel freigesetzt.

Ginanniella trientalis unterscheidet sich auch in dieser Hinsicht gravierend von Ginanniella primulicola. Fast an Ort und Stelle geht das konidienbildende Mycel zur Bildung von Sporenballen über. Die meist nicht sehr großen Brandlager werden auch am Stengel ausgebildet. Damit unterscheidet sich Ginanniella trientalis kaum von den untersuchten Urocystis-Arten. Sie alle bilden längliche bis runde oder streifenförmige Sporenlager auf den Blättern und Stengeln, gelegentlich auch auf unterirdischen Blattpartien, ihrer Wirte aus. Nach der

Sporenreife sprengt die Wirtsepidermis auf und gibt die Sporenmasse frei.

2. Konidiengeneration

Die Konidien von Thecaphora seminis-convolvuli sind länglich bis oval und werden einzeln an den Konidienträgern abgegliedert. Sie sind überwiegend zweikernig und zeigen selten Kopulationsbestrebungen. Kopulationen treten dagegen regelmäßig zwischen Zellen des Konidienkeimschlauches auf. Unter Laborbedingungen vermehren sich die Konidien schnell. Die anfänglich weiße Farbe der Kulturen wechselt mit zunehmender Inkubationsdauer ins cremefarbene oder nach dunkelbraun über. Die Oberfläche der Kulturen zeigt eine aufgelockerte, fast pulvrige Konsistenz. Das rührt daher, daß die (Primär-) Konidien in vitro zur Bildung von Sekundärkonidien übergehen. Diese werden charakteristischerweise zu mehreren auf einem Absatz der konidiogenen Hyphe gebildet und sind in der Regel einkernig.

Ginanniella primulicola bildet kugelige Konidien aus; sie sind einkernig und gehen sofort zur Kopulation mit anderen Konidien über, die geschlechtlich entgegengesetzt determiniert sind. Durch die sich nach allen Seiten ausbreitenden Konidien entsteht eine Kultur, deren matt-feucht schimmernde, gelbliche Oberfläche ganz charakteristische Furchen und Höhlungen aufweist. Auch hier wird eine Sekundärkonidiengeneration gebildet. Die Sekundärkonidien sind im jungen Zustand zweikernig; in späteren Stadien sind sie dreizellig mit einer dikaryotischen Zelle in der Mitte und je einer einkernigen außen. Die einkernigen Zellen gehen zur Kopulation mit anderen einkernigen Konidien, Konidienzellen oder Keimschläuchen über.

Die Konidien von Ginanniella trientalis sind länglich-birnenförmig und dikaryotisch. Keimungs- und Kultivierungsversuche schlugen bei dieser Art fehl. Auf den Blättern von Trientalis europaea hatten aber wenige Konidien ausgekeimt. Danach zu urteilen, könnten an den relativ kurzen Keimschläuchen der Konidien wiederum Kondidien abgegliedert werden.

Da die aus der Sporenkeimung hervorgegangenen Kulturen denen vollkommen glichen, die von ausgekeimten Konidien herrührten, wird unter diesem Punkt - auch der besseren Übersicht wegen - noch auf die Kulturen von Urocystis galanthi eingegangen.

Urocystis galanthi bildet keine Nebenfruchtform aus; die beschriebenen Kulturen rühren daher von ausgekeimten Sporen her. Die Farbe wechselt von weißlich nach bräunlich-gelb; nach anfänglich horizontaler Ausbreitung wölben sich die Kulturen in der Mitte hoch. Die Oberfläche der Kulturen vermittelt einen

Eindruck von zartem Flaum, an manchen Stellen ist sie feucht glänzend. Konidien werden nicht gebildet, doch zerbrechen die Hyphen leicht an präformierten Stellen.

3. Mycel

Die Hyphen aller untersuchten Arten weisen zwei Charakteristika auf. Einerseits werden Pseudosepten gebildet. Diese Septen durchtrennen eine Hyphe nur halb und bewirken eine Aufwölbung der dem Septenansatz gegenüberliegenden Hyphenwand; zudem ist das distale Septenende ampullenförmig aufgewölbt. Die Verankerung in der lateralen Hyphenwand und das Vorhandensein eines Porus weisen die Pseudosepten als einen eigenständigen Septentyp aus. Die Pseudosepten können durch die Bildung eines zusätzlichen Septums komplettiert werden. Das neue Septum befindet sich aber nicht in linearer Fortsetzung des Pseudoseptums und es kann ebenfalls einen Porus besitzen.

Andererseits konnten in den Hyphen Pseudoschnallen nachgewiesen werden. Es handelt sich dabei nicht um echte Schnallen und es liegt ihnen auch nicht deren Bildungsweise zugrunde. Sie scheinen vielmehr dadurch zu entstehen, daß sich ein Seitenast an eine Hyphe zwar wieder anlegt, nachdem er von dieser gebildet worden war, aber nicht mit ihr verschmilzt. Pseudoschnallen in statu nascendi ließen sich nicht nachweisen; das ist damit zu erklären, daß sich ein gewöhnlicher Seitenast in nichts von einem jungen Pseudoschnallenast unterscheidet.

4. Sporenbildung

Die Sporenballen scheinen, unabhängig davon, ob eine Art zu den Ustilaginales s.l. oder zu den Ustilaginales s. str. zu stellen ist, auf die gleiche Weise zu entstehen. Sporogene Hyphen schwellen dabei unregelmäßig an, verknäueln sich und schlingen sich umeinander. Wenn unterschiedliche Sporenarten in einem Sporenballen gebildet werden, findet die Ausdifferenzierung erst spät im Verlauf der Sporogenese statt. So besitzen z.B. die im ausdifferenzierten Zustand hyalinen und peripher liegenden Nebensporen der Ginanniella- und Urocystis-Arten auch noch in den späten Stadien der Sporogenese Kerne. Die Determinierung in Hauptsporen oder Nebensporen hängt von der Lage einer Zelle, die sie während der Sporenbildung im Sporenballen einnimmt, ab

5. Sporenballenmorphologie

Thecaphora seminis-convolvuli besitzt kompakte Sporenballen, deren Einzelsporen alle plasmatisch sind und sich nicht ohne Verletzung voneinander trennen lassen. Das Epispor ist an den Kontaktflächen glatt, an den Außenflächen warzig. Dort befindet sich auch der Keimporus. Feinstrukturell ist die Sporenwand aus zwei Schichten aufgebaut, die beide an der Bildung des Keimporus beteiligt sind.

Die Sporenballen der Ginanniella- und Urocystis-Arten gleichen sich in ihrem grundsätzlichn Aufbau. Bei den Arten beider Gattungen können zentrale, keimfähige Hauptsporen und periphere, hyaline Nebensporen unterschieden werden. Die Hülle der Nebensporen um die Hauptsporen ist bei den Ginanniella-Arten komplett, bei den Urocystis-Arten dagegen ist sie häufig unterbrochen. Die Anzahl der Hauptsporen und Nebensporen und der Durchmesser der Sporenballen ist weder für Arten der einen noch der anderen Gattung charakteristisch. Allenfalls hervorgehoben werden könnte die Tatsache, daß die Nebensporen in den großen Sporenballen von Ginanniella trientalis oftmals stark deformiert sind.

Feinstrukturell lassen sich bei den Sporen aller Arten keine prinzipiellen Unterschiede feststellen. Die Hauptsporenwand besteht durchweg aus zwei Schichten. Variabel ist dagegen die verhältnismäßige Dicke der Schichten zueinander und der Aufbau der einzelnen Lagen. Bei Ginanniella trientalis z.B. ist die innere der beiden Sporenwandschichten auffällig lamelliert. Bei Urocystis eranthidis und Urocystis ficariae kommt noch hinzu, daß auf die zweischichtige Wand der Hauptsporen dort nochmals eine Schicht aufgelagert ist, wo diese an freien Raum grenzen.

Die Wand der Nebensporen ist durchweg einschichtig.

6. Keimung der Sporen

Thecaphora seminis-convolvuli keimt mit einem zunächst unseptierten und maximal vierkerigen Keimschlauch aus. Durch Bildung von echten Septen sowie Rückzugssepten bildet sich eine lange Hyphe, deren Zellen miteinander kopulieren können. Es entstehen dikaryotische Hyphen, die zur Bildung von einkernigen Konidien übergehen. Diese Konidien gleichen den Sekundärkonidien, die bei der Keimung der (Primär-) Konidien entstehen.

Ginanniella primulicola bildet an einem kurzen Promycel bis zu fünf einkernige Sporidien. Diese kopulieren in situ, oder wenn sie vom Promycel abgelöst sind, miteinander. Es entstehen dann dikaryotische Hyphen, gelegentlich Sekundärkonidien. An den Hyphen bilden sich später wieder Konidien, die den Sekundärko-

nidien, die bei der (Primär-) Konidienkeimung entstehen, gleichen. Wie jene werden sie septiert und ihre Zellen können miteinander kopulieren. Als eine Besonderheit im feinstrukturellen Bereich erwies sich das Vorhandensein eines winzigen Porus in einem Septum zwischen Promycel und Sporidien.

Urocystis ranunculi bildet bis zu sechs Sporidien auf einem kurzen Promycel. Diese fallen in der Regel nicht ab und kopulieren in situ miteinander. Es entstehen dikaryotische Hyphen, gelegentlich sind sie auch ein- oder zweikernig. Die bei der Keimung entstandenen Hyphen lassen sich nur schwer kultivieren.

Urocystis galanthi bildet auf einem bis zu 50 um langen Promycel maximal fünf einkernige Sporidien. Sie lösen sich vom Promycel nicht ab und kopulieren auch nicht miteinander; vielmehr entstehen an den Primärsporidien zweikernige Sekundärsporidien. Letztere keimen mit je einer Hyphe aus.

Urocystis colchici schließlich keimt vorwiegend mit Hyphen aus; gelegentlich bildet sich an ihnen basal ein kleiner Vesikel; die Keimhyphen können bis zu vier Kerne enthalten; manchmals stehen sie sehr eng zusammen, so daß sie stark an Promycel- und Sporidienbildung erinnern. Doch hebt sich von den gleichmäßig breiten Hyphen niemals eine Sporidienstruktur ab. Aus der Keimung gehen mono- und dikaryotische Hyphen hervor. Zwischen den einkernigen Zellen der Hyphen werden Brücken gebildet, über die Kernwanderungen statt finden.

7. Haustorien

Thecaphora seminis-convolvuli bildet statt Haustorien nur intrazellulare Hyphen aus. Diese Hyphen unterscheiden sich nicht oder nur selten von interzellular wachsenden, sind wie jene septiert und zeigen keine spezifische Morphologie. Auch im Bereich zwischen Wirts- und Parasitenzellwand sind zwischen intra- und interzellular wachsenden Hyphen keine charakteristischen Unterschiede festzustellen.

Die untersuchten Ginanniella- und Urocystis-Arten bilden dagegen Haustorien mit einer eigenen Morphologie aus; sie ist bei allen Arten auffallend gleich. Die interzellularen Hyphen dringen über die Ausbildung einer Penetrationsmatrix in die Wirtszellen ein und bilden dort große, traubenförmige Haustorien. Im Bereich zwischen hyphaler Zellwand und der des Wirtes bzw. dem Plasmalemma des Wirtes wird eine sehr charakteristische extrahaustoriale Matrix ausgebildet. In den peripheren Abschnitten schnürt diese Matrix zahlreiche Bläschen ab, die stets von einem hellen Hof umgeben sind. Lediglich bei Urocystis agropyri zeigt die extrahaustoriale Matrix eine abweichende Substruktur. Die

Bildung von Bläschen ist bei dieser Art nur in geringem Umfange erkennbar.

8. Septenporus

Thecaphora seminis-convolvuli besitzt möglicherweise in den Septen einen winzigen Porus, der vermutlich in der ausdifferenzierten Zelle keine Funktion mehr ausfüllen kann.

Die Ginanniella- und Urocystis-Arten besitzen bis auf eine Ausnahme alle einen gleichen Septenporentyp. Die Hyphenquerwände sind nicht verdickt und zentral von einem Porus durchbrochen,

dessen Kanal durch zwei auf beiden Seiten der Mittellamelle ansetzenden "Doppelmembranen" verschlossen wird. Urocystis agropyri weist statt der zwei "Doppelmembranen" nur zwei einfache "Membranen" auf. Zwischen den Porus"membranen" und dem endoplasmatischen Retikulum oder dem Plasmalemma der Zelle konnte kein eindeutiger Zusammenhang festgestellt werden.

VI LITERATURVERZEICHNIS

AINSWORTH, G.C. & G.R. BISBY (1966) - Dictionary of the fungi. Commonwealth Mycological Institute, Kew. S. 177.

AINSWORTH, G.C. & K. SAMPSON (1950) - The British Smut Fungi (Ustilaginales). The Commonwealth Mycological Institute, Kew.

ANDERSON, P.J. (1921) - Development and pathogenesis of the onion smut fungus. Mass. Agr. Exp. Sta. Tech. Bull. 4: 99-133.

ARTHUR, J.C. & F.D. FROMME (1915) - The taxonomic value of pore characters in the grass and sedge rusts. Mycologia 7: 28-33.

BANDONI, R.J. & B.N. JOHRI (1972) - Tilletiaria: a new genus in the Ustilaginales. Can. J. Bot. 50: 39-43.

BANDONI, R.J. (1972) - Terrestrial occurence of some aquatic hyphomycetes. Can. J. Bot. 50: 2283-2288.

BARRETT, J.T. (1912) - The development of the Blastocladia strangulata, n.sp. Bot. Gaz. 54(4): 353-371.

BATTS, C.C.V. (1955) - Observations on the infection of wheat by loose smut (Ustilago tritici (Pers.) Rostr.). Trans. Br. mycol. Soc. 38: 465-475.

BAUCH, R. (1923) - Über Ustilago longissima und ihre Varietät macrospora. Z. Bot. 15: 241-279.

BAUER, R. (1983) - Experimentell-ontogenetische und karyologische Untersuchungen an Uredinales. Diss. Tübingen.

BECKHAUS, . (1886) - Beiträge zur weiteren Erforschung der Phanerogamen-Flora Westfalens (14-er Jahresb. West. Prov. Ver. forschung. 1885, 119-123).

BEGUINOT, A. (1897) - Dialcune pianse nuove o rare par la flora romana. Bull. Soc. Bot. Ital. 1897: 30-37.

BERKELEY, M.J. (1860) - Outlines of British Fungology. London, S. 335-336.

BERLIN, J.D. & C.C. BOWEN (1964) - The host-parasite interface of Albugo candida. Amer. J. Bot. 51: 445-452.

BLACKWELL, E.M. (1953) - Haustoria of Phytophthora infestans and some other species. Trans. Br. Mycol. Soc. 36: 138-158.

BLANZ, P. (1978) - Über die systematische Stellung der Exobasidiales. Z. Mykol. 44(1): 91-107.

BLANZ, P.A. & M. GOTTSCHALK (1984) - A comparison of 5S ribosomal RNA nucleotide sequences from smut fungi. System. Appl. Microbiol. 5: 518-526

BLIZZARD, A.W. (1926) - Nuclear phenomena and life history of Urocystis cepulae. Phytopath. 16: 69(Abstr.).

BLIZZARD, A.W. (1926) - The nuclear phenomena and life history of Urocystis cepulae. Bull. Torrey Bot. Cl. 53: 77-117.

BRACKER, Ch.E. (1964) - Ultrastructure of the haustorial apparatus of Erysiphe graminis and the relationship of the haustorium to the epidermal cell of Hordeum vulgare. Phytopath. 54: 889 (Abstr.).

BRACKER, Ch.E. (1967) - Ultrastructure of fungi. Annu. Rev. Phytopath. 5: 343-347 .

BRACKER, Ch.E. (1968) - Ultrastructure of the haustorial apparatus of Erysiphe graminis and its relationship to the epidermal cell of barley. Phytopath. 58: 12-30.

BREFELD, O. (1883) - Untersuchungen aus dem Gesammtgebiet der Mykologie. V. Heft: Die Brandpilze I.

BREFELD, O. (1895) - Untersuchungen aus dem Gesammtgebiet der Mykologie. XII. Heft: Hemibasidii - Brandpilze III.

BREFELD, O. (1908) - Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie. XIV. Heft: Die Kultur der Brandpilze.

BRETT, M. (1966) - Thecaphora deformans on Ulex minor. Trans. Br. mycol. Soc. 49: 529-542.

BROWN, W. (1936) - The physiology of host-parasite relations. Bot. Rev. 2:236-281.

BUBÁK, F. (1916) - Die Pilze Böhmens. II. Teil. Brandpilze (Hemibasidii). Arch. Naturwiss. Landesdurchf. Böhmen, 1-181.

BURGENSTEIN, A. (1889) - Einige Beobachtungen an den Blüthen der Convolvulaceen. Ber. Dt. Bot. Ges. 7: 372-375.

BUSHNELL, W.R. (1972) - Physiology of fungal haustoria. Annu. Rev. Phytopath. 10: 151-176.

CAIN, R.F. (1972) - The evolution of fungi. Mycologia 64(1): 1-14.

CALONGE, F.D. (1969) - Ultrastructure of the haustoria and intracellular hyphae in four different fungi. Arch. Mikrobiol. 67: 209-225.

CHOU, K. (1970) - An electron microscope study of host penetration and early stages of haustorium formation of Peronospora parasitica (Fr.) Tul. on cabbage cotyledons. Ann. Bot. 34: 189-204.

CHRISTENSEN, J.I. (1931) - Studies on thm genetics of Ustilago zeae. Phytopath. Z. 4: 129-188.

CIFERRI, R. (1938) - Ustilaginales. In: Flora Italica Cryptogama, Pars I,

Fungi, Fasc. 17: 1-443.

CLINTON, G.P. (1906) - Ustilaginales. In: North American Flora, New York Bot. Garden 7(1): 1-82.

COCCONI, G. (1890) - Thecphora aterrima TUL., e dell'Urocystis primulicola MAGNUS. Accademia delle Scienze dell'Istituto 'Bologna' Memoire 4(10): 317-328.

COFFEY, M.D.; PALEVITZ, B.A. & P.J. ALLEN (1972) - The fine structure of two rust fungi, Puccinia helianthi and Melampsora lini. Can. J. Bot. 50: 231-240.

COFFEY, M.D. & U.E. WILSON (1983) - An ultrastructural study of the late-blight fungus Phytophthora infestans and its interaction with the foliage of two potato cultivars possessing different levels of general (field) resistance. Can. J. Bot. 61: 2669-2685.

COUCH, J.N. (1937) - A new fungus intermediate between the rusts and Septobasidium. Mycologia 29: 665-673.

COUCH, J.N. (1938) - The genus Septobasidium. Chapel Hill, IX & 480 pp.

COUCH, J.N. (1949) - The taxonomy of Septobasidium polypodii and S. album. Mycologia 41: 427-441.

CUMMINS, G.B. (1936) - Phylogenetic significane of the pores in urediospores. Mycologia 28: 103-132.

CUNNINGHAM, G.H. (1924) - The Ustilagineae, or "Smuts", of New Zealand. Trans. Proc. New Zealand Inst. N.S. 55: 397-433.

DANGEARD, P.A. (1892) - Recherches sur la reproduction sexuelle des Champignons. Le Bot. 3eme serie: 221-281.

DANGEARD, P.A. (1894) - La reproduction sexuelle de l'Entyloma glaucii (DANG.). Le Bot. 4: 12-17.

DAS, M.C. (1949) - Morphology and cytology of Entyloma microsporum (UNGER) SCHRÖTER and Urocystis anemones (PERS.) WINTER on Ranunculus repens. Ind. Phytopath. 2: 108-127.

DE BARY, A. (1864) - Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. 1. Protomyces und Physoderma. Abh. Senckenb. Naturf. Ges. 5: 137-232.

DE BARY, A. (1884) - Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. Leipzig.

DEML, G. (1977) - Feinstrukturelle Merkmalsanalysen an Ustilaginales-Arten. Z. Mykol. 43: 291-303.

DEML, G.; NEBEL, M. & F. OBERWINKLER (1981a) - Light and scanning electron microscopic studies of spore formation in Ustilago pustulata and U.

scabiosae. Can. J. Bot. 59(2): 122-128.

DEML, G. & F. OBERWINKLER (1981b) - Studies in the Heterobasidiomycetes. Part 4. Investigations on Entorrhiza casparyana by light and scanning electron microscopy. Mycologia 73(3): 392-398.

DEML, G. & F. OBERWINKLER (1982) - Studies in Heterobasidiomycetes. Part 24. On Ustilago violacea (Pers.) Roussel from Saponaria officinalis L. Phytophath. Z. 104: 345-356.

DEML, G.; OBERWINKLER, F. & R. BAUER (1985) - Studies in Heterobasidiomycetes. Part 38. Sphacelotheca polygoni-persicariae G.Deml & Oberw. spec. nov. Phytopaht. Z. 113: 231-242.

DERX, H.G. (1930) - Etude sur les Sporobolomycetes. Ann. Mycol. 28: 1-23.

DIETEL, P. (1897) - Untersuchungen über einige Brandpilze. Flora 83: 77-87.

DIETEL, P. (1928) - Hemibasidii (Neubearbeitung). In: Engler & Prantl, Nat. Pflanzenfamilien 6. Bd, 2. Aufl.

DONK, M.A. (1931) - Revisie van de Nederlandse Heterobasidiomycetae. I. Mededeel. Nederlands. Mycol. Ver. 18-20: 67-200.

DONK, M.A. (1973) - The Heterobasidiomycetes: A reconnaisance IV. Koninkl. Nederl. Akademie van Wetenschappen. Reprinted from Proceedings, Series C, 76, No. 2: 109-125.

DUBY, J.E. (1830) - Botanicon Gallicum 2., Paris (S. 901).

DURAN, R. (1973) - Ustilaginales. Chapter 16: 281-300. In: Ainsworth, Sparrow & Susman: The fungi. Vol. IV B.

DURAN, R. (1982) - The species of Thecaphora on Compositae in North America. Can. J. Bot. 60(2): 1512-1522.

DURAN, R. & K.M. SAFEEULLA (1968) - Aspects of teliospore germination in some North American smut fungi I. Mycologia 60: 231-243.

DYKSTRA, M.J. (1972) - Some ultrastructural features in the Genus Septobasidium. Can. J. Bot. 52: 971-972.

EHRLICH, H.G. & M.A. EHRLICH (1963) - Electron microscopy of the host-parasite relationships in the stem rust of wheat. Amer. J. Bot. 50: 122-130.

EHRLICH, H.G. & M.A. EHRLICH (1963) - Electron micrscopy of the sheath surrounding the haustorium of Erysiphe graminis. Phytopath. 53: 1378-1380

EHRLICH, H.G. & M.A. EHRLICH (1966) - Ultrastructure of the hyphae and haustoria of Phytophthora infestans and hyphae of P. parasitica. Can. J. Bot. 44: 1495-1503.

EHRLICH, M.A.; EHRLICH, H.G. & J.F. SCHAFER (1968) - Septal pores in the Heterobasidiomycetidae, Puccinia graminis and P. recondita. Amer. J.

Bot. 55(9): 1020-1027.

ELLIS, E.A. (1962) - Thecaphora seminis-convolvuli (DESM.) ITO and Gloeosporium antherarum OUD. Kew Bull. 16: 271-273.

EVANS, R.J. (1933) - Cytological studies on the parasitic relationship of Urocystis cepulae to the onion. Amer. J. Bot. 22: 255-270.

FEHER, E. (1910) - Die blütenbiologischen Verhältnisse der Convolvulus arvensis. Magyar botankai Lapok (= Ungarische Bot. Blätter) 9: 131-135.

FINERAN, J.M. (1982) - Teliospore germination in Entorrhiza casparyana (Ustilaginales). Can. J. Bot. 60: 2903-2913.

FINGERHUTH, C.A. (1835) - Thecaphora. Schlauchbrand. n. gen. Linnaea 10: 230-231.

FISCHER, Ed. (1883) - Beitrag zur Kenntnis der Gattung Graphiola. Bot. Z. 45-48: 745-756, 761-773, 777-788, 793-801 + Taf. VI.

FISCHER, G.W. (1942) - Infection of forage grasses with flag smuts of wheat, rye, and grasses (U. tritici, U. occulta, and U. agropyri, respectively). Phytopath. 32:4 (Abstr.).

FISCHER, G.W. (1943) - Some evident synonymous relationships in certain graminicolous smut fungi. Mycologia 35: 610-619.

FISCHER, G.W. & C.S. HOLTON (1943) - Studies of the sysceptibility of forage grasses to cereal smut fungi. IV. Cross-inocultaion experiments with U. tritici, U. occulta, and U. agropyri. Phytopath. 33: 910-921.

FISCHER, G.W. & C.S. HOLTON (1957) - Biology and control of the smut fungi. 622 pp. The Ronald Press Co. N.Y.

FISCHER v. WALDHEIM, A. (1869/70) - Beiträge zur Biologie und Entwickelungsgeschichte der Ustilagineen. Jahrb. Wiss. Bot. Pringsheim 7: 61-144.

FISCHER v. WALDHEIM, A. (1879) - O nekotorych novych golovuvych (On some new smuts). Vars. Univ. Izv. 1879(2), Neottic. Otd. 2: 11-15.

FRAYMOUTH, J. (1956) - Haustoria of the Peronosporales. Brit. Mycol. Soc. Trans. 39: 79-107.

FRIES, E. (1829-1832) - Systema mycologicum. Vol. 3(1): 1-260, 3(2): 261-524.

FRIES, E. (1849) - Summa vegetabilium Scandinaviae II, Upsala.

FULLERTON, R.A. (1970)- An electron microscope study of the intracellular hyphae of some smut fungi (Ustilaginales). Austr. J. Bot. 18: 285-292.

GÄUMANN, E. (1926) - Vergleichende Morphologie der Pilze. 465 S.

GÄUMANN, E. (1964) - Die Pilze. Grundzüge ihrer Entwicklungsgeschichte und Morphologie.

GIESY, R.M. & P.R. DAY (1965) - The septal pores of Coprinus lagopus in

relation to nuclear migration. Amer. J. Bot. 52(3): 287-293.

GIRBARDT, M. (1958) - Über die Substruktur von Polystictus versicolor L. Arch. Mikrobiol. 28: 255-269.

GODFRIN, J. (1891) - Sur l'Urocystis primulicola MAGNUS, Ustilaginee nouvelle pour la flore de France. Bull. Soc. Bot. France 38: 68-69.

GOLD, R.E. & L.J. LITTLEFIELD (1979) - Light and SEM of the telial, aecial and pycnial stages of Melampsora lini. Can. J. Bot. 57: 629-638.

GOTTSCHALK, M. (1985) - Untersuchungen zur Phylogenie der Basidiomyceten anhand des Vergleichs der Nucleotidsequenzen ihrer 5S ribiosomalen Ribonukleinsäuren. Dissertation, Tübingen.

GRAAFLAND, W. (1960) - The parasitism of Exobasidium japonicum Shir. on Azalea. Acta Bot. Neerl. 9: 347-379.

GRAY, D.J.; AMERSON, H.V. & C.G. VAN DYKE (1982) - An ultrastructural comparison of monokaryotic and dikaryotic haustoria formed by the fusiform rust fungus Cronartium quercuum f. sp. fusiforme. Can. J. Bot. 60: 2914-2922.

GRAYSON, R.L. & M.L. LACY (1975) - Development and nuclear history of the Teliospores of Urocystis colchici. Phytopath. 65: 994-999.

HAECKEL, E. (1866) - Generelle Morphologie der Organismen. 1-2. Berlin.

HANNA, W.F. (1929) - Studies in the physiology and cytology of Ustilago zeae and Sorosporium reilianum. Phytopath. 19(5): 415-442.

HANNA, W.F. (1938) - The discharge of conidia in species of Entyloma. Mycologia 30: 526-536.

HEATH, M.C. (1976) - Ultrastructural and functional similarity of the haustorial neckband of rust fungi and the Casparian strip of vascular plants. Can. J. Bot. 54: 2484-2489.

HEGI, G. - Illustrierte Flora von Mittel-Europa. I, III, V(3).

HENDERSON, D.M. (1956) - A conidial stage of Thecaphora deformans TUL. Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 22: 131-133.

HENNINGS, P. (1898) - Polysaccopsis. Hedwigia 37: 206.

HIRATA, K. & M. KOJIMA (1962) - On the structure and the sack of the haustorium of some powdery mildews, with some considerations on the sack. Mycol. Soc. Japan. Trans. 3: 43-46.

HIRSCHHORN, E. (1945) - A cytological study of several smut fungi. Mycologia 37: 217-235.

HOHL, H.R. & P. STÖSSEL (1976) - Host-parasite interfaces in a resistant and a susceptible cultivar of Solanum tuberosum inoculated with Phytophthora

infestans: tuber tissue. Can. J. Bot. 54: 900-912.

HOHL, H.R. & E. SUTER (1976) - Host-parasite interfaces in a resistant and a susceptible cultivar of Solanum tuberosum inoculated with Phytophthora infestans: leaf tissue. Can. J. Bot. 54: 1956-1970.

HOLM, L. (1961) - Some viewpoints on the evolution of the Ustilaginales. Svensk. Bot. Tidskr. 55(4): 585-590.

ITO, S. (1935) - Notae Mycologicae Asiae Orientalis II. Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14(2):94.

JEHRSIELD, R.; MISHKIN, S. D.J. NIEDERPRUEM (1967) - Origin and ultrastructure of complex septa in Schizophyllum commune development. Arch. Mikrobiol. 57: 20-32.

JOHNSON-REID, J.A. & R.T. MOORE (1972) - Some ultrastructural features of Rhodosporidium toruloides BANNO. Ant. vab Leeuwenh. 38: 417-435.

JØRSTAD, J. (1936) - The ustilagineous genus Tuburcinia in Norway. Nyt. Mag. Naturv. 83: 231-246.

KAISER, W. (1936) - Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte einiger Entyloma-Arten. Angew. Bot. 18: 81-131.

KHAN, S.R. (1976) - Ultrastructure of the septal pore apparatus in Tremella. J. Gen. Microbiol. 97: 339-342.

KHAN, S.R.; KIMBROUGH, J.W. & K.J. KWON-CHUNG (1981a) - Ultrastructure of Filobasidiella arachnophila. Can. J. Bot. 59: 893-897.

KHAN, S.R.; KIMBROUGH, J.W. & Ch. MIMS (1981b) - Septal ultrastructure and the taxonomy of Exobasidium. Can. J. Bot. 59: 2450-2457.

KHAN, S.R. & J.W. KIMBROUGH (1982) - A reevaluation of the Basidiomycetes based upon septal and basidial structure. Mycotaxon 15: 103-120.

KHAN, S.R. & J.W. KIMBROUGH (1982) - The fine structure of septa and haustoria of Cronartium quercuum formae speciales on Quercus rubra. Mycologia 74(5): 809-819.

KHANNA, A.; PAYAK, M.M. & S.C. METHA (1966) - Teliospore morphology of some smut fungi: I. Electron microscopy. Mycologia 58(4): 562-569.

KIRCHNER, O. von; LOEW, E. & C. SCHRÖTER (1934) - Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Stuttgart, Ulmer Verlag. Bd. 1(3): 278-291, 722-745.

KNIEP, H. (1913) - Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten I, II. Z. Bot. 5: 593-637.

KNIEP, H. (1915) - Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten III.

Z. Bot. 7: 369-398.

KNIEP, H. (1917a) - Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten V. Z. Bot. 9: 81-118.

KNIEP, H. (1917b) - Über Urocystis anemones (Pers.) Winter. Z. Bot. 13: 289-311.

KNIEP, H. (1919) - Untersuchungen über den Antherenbrand (Ustilago violacea Pers.). Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem. Z. Bot. 11: 257-284.

KNIEP, H. (1928) - Die Sexualität der niederen Pflanzen. (Kapitel über die Ustialginales S. 428 ff.) Jena, Gustav Fischer Verlag.

KOCHMANN, J. (1939) - Contributions to the smuts of Poland II. Acta Soc. Bot. Polon. 16: 53-67.

KOLK, L. (1930) - Relation of host and pathogen in the oat smut, Ustilago avenae. Bull. Torrey bot. Cl. 57: 443-507.

KOLK, L. (1943) - Germination of grass smuts. Amer. J. Bot. 30: 317-330.

KREGER-VAN RIJ, N.J.W. & M. VEENHUIS (1969) - Septal pores in Endomycopsis platypodis and Endomycopsis monospora. J. Gen. Microbiol. 57: 91-96.

KREGER-VAN RIJ, N.J.W. & M. VEENHUIS (1971) - A comparative study of the cell wall structure of basidiomycetous and related yeasts. J. Gen. Microbiol. 68: 87-95.

KREISEL. H. (1983) - Teliomycetes-Ustomycetes-Basidiomycetes: Gedanken zur Klassifizierung der Höheren Pilze. Sydowia 36: 154-164.

KREITLOW, K.W. (1948) - Urocystis agroyri on Phleum pratense. Phytopath. 38: 158-159.

KÜHN, J. (1882) - Paipalopsis Irmischiae. Irmischia 7: 39-40.

KÜHN, J. (1892) - Über die Entwicklungsgeschichte des Primelbrandes. Sitzungsbericht der naturf. Gesellsch./Halle vom 25. Juni 1892: 110-115.

KWON-CHUNG, K.J. (1976) - Morphogenesis of Filobasidiella neoformans, the sexual state of Cryptococcus neoformans. Mycologia 68: 821-833.

KWON-CHUNH, K.J. & T.J. POPKIN (1976) - Ultrastructure of septal complex in Filobasidiella neoformans (Cryptococcus neoformans). J. Bacteriol. 126(1): 524-528.

LACY, M.L. (1968) - Optimum conditions for germination of Urocystis colchici teliospores. Phytopath. 58: 1460-1463.

LANGDON, R.F.N. & R.A. FULLERTON (1975) - Sorus ontogeny and sporogenesis in some smut fungi. Austr. J. Bot. 23: 915-930.

LEHFELDT, W. (1923) - Über die Entstehung des Paarkernmycels bei heterothallischen Basidiomyceten. Hedwigia 64: 30-

LÉVEILLÉ, J.H. (1846) - Descriptions des Champignons de l'herbier des Museum de Paris. Ann. Sci. Nat. Bot., Ser. 3(5): 249-304.

LINDEBERG, B. (1959) - Ustilaginales of Sweden (exclusive of the Cintractias on Caricoideae). Symb. Bot. Ups. XVI(2): 1-175.

LIRO, J.I. (1922) - Über die Gattung Tuburcinia FRIES. Ann. Univ. Fenn. Aboensis A, 1(1): 1-153.

LIRO, J.I. (1924) - Die Ustilagineen Finnlands I (bes. Ustilago vuijckii OUDEMANS & BEYERINCK S. 515-523).

LIRO, J.I. (1938) - Die Ustilagineen Finnlands II. Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. 42(13): 1-504.

LITTLEFIELD, L.J. & C.E. BRACKER (1971) - Ultrastructure of septa in Melampsora lini. Trans. Br. mycol. Soc. 56(2): 181-188.

LITTLEFIELD, L.J. & C.E. BRACKER (1972) - Ultrastructural specialization at the host-pathogen interface in rust-infected flax. Protoplasma 74:271-305

LITTLEFIELD, L.J. & M.C. HEATH (1979) - Ultrastructure of Rust Fungi. Kap. 4, I: 115ff. Acad. Press, New York San Francisco London.

LUTMAN, B.F. (1910) - Some contributions to the life history and cytology of the smuts. Wisc. Acad. Sci., Arts, and Letters Trans. 16: 1191-1244.

MAGNUS, P. (1879) - ...über drei neue Pilze: Ustilago Urbani P. Magnus, Urocystis primulicola, Schinzia cypericola. Hedwigia 2: 17-21.

MANOCHA, M.S. & M. SHAW (1967) - Electronmicroscopy of uredospores of Melampsora lini and of rust-infected flax. Can. J. Bot. 45: 1575-1582.

MARCHANT, R. & A.W. ROBARDS (1968) - Membrane systems associated with the plasmlemma of plant cells. Ann. Bot. 32: 457-471.

MARTIN, G.W. (1938) - The morphology of the basidium. Amer. J. Bot. 25: 682-685.

MARTIN, G.W. (1955) - Are fungi plants? Amer. J. Bot. 47: 779-792.

MARTIN, G.W. (1968) - The origin and status of fungi (with a note of the fossil records). In: Ainsworth, G.C. & A.S. SUSSMAN (eds.), The fungi, Vol. III, Chapter 25: 635-648.

MASSALONGO, C. (1896) - Sul dimorfismo di natura parassitaria dei fiori di Convolvulus arvensis L. Bull. Soc. Bot. Ital. 1896: 11-14.

MC LAUGHLIN, D.J. (1980) - Ultrastructure of the metabasidium of Auricularia fuscosuccinea. Amer. J. Bot. 67(8): 1225-1235.

MENDGEN, K. (1981) - Nutrient uptake in rust fungi. Phytopath. 71(9): 983-989

MENGDEN, K. & M.W. FUCHS (1973) - Elektronenmikroskopische Darstellung peroxydatischer Aktivitäten bei Phaseolus vulgaris nach Infektion mit

Uromyces Phaseoli typica. Arch. Mikrobiol. 88: 181-192.

MIMS, W.Ch. (1982) - Ultrastructure of the haustorial apparatus of Exobasidium camelliae. Mycologia 74(2): 188-200.

MOORE, R.T. (1963) - Fine structure of mycota. 10. Thallus formation in Puccinia podophylli aecia. Mycologia 55: 633-642.

MOORE, R. T. (1965) - The ultrastructure of fungal cells, pp. 95-118. In: Ainsworth, Sparrow & Sussman, The Fungi I.

MOORE, R.T. (1971) - An alternative concept of the fungi based on their ultrastructure. Recent. Adv. Microbiol. (X Congr. intn. Microbiol., Mexico) pp. 49-64.

MOORE, R.T. (1972) - Ustomycota, a new division of higher fungi. Ant. van Leeuwenh. J. Mikrobiol. Serol. 38: 567-584.

MOORE, R.T. (1978a) - Taxonomic significance of septal ultrastructure with particular reference to the jelly fungi. Mycologia 70: 1007-1024.

MOORE, R.T. (1978b) - Septal ultrastructure in Sirobasidium magnum and its taxonomic implications. Ant. van. Leeuwenh. J. Mikrobiol. Serol. 45: 113-118.

MOORE, R.T. (1980) - Taxonomic proposals for the classification of marine yeasts and other yeast-like fungi including the smuts. Bot. Marina 23(6): 361-373.

MOORE, R.T. & J.H. MC ALEAR (1961) - Fine structure of mycota. 5. Lomasomes - previously uncharacterized hyphal structures. Mycologia 53: 194-200.

MOORE, R.T. & J.H. MC ALEAR (1961) - Fine structure of mycota. 8. On the aecidial stage if Uromyces caladii. Phytopathol. Z. 42: 297-304.

MOORE, R.T. & J.H. MC ALEAR (1962) - Fine structure of mycota. 7. Observations on septa of Ascomycetes and Basidiomycetes. Amer. J. Bot. 49: 86-94.

MOORE, R.T. & N.J.W. KREGER-VAN RIJ (1972) - Ultrastructure of Filobasidium OLIVE. Can. J. Microbiol. 18: 1949-1951.

MUNDKUR, B.B. & M.J. THIRUMALACHAR (1946) --Revisions of and additions to Indian Fungi I. Mycol. Paper No. 16: 1-28.

NAGLER, A.M. & F. OBERWINKLER (1984) - Studien an Heterobasidiomyceten, Teil 35. Über die Nebenfruchtform des Primelbrandes, Ginanniella primulicola (MAGNUS) CIFERRI. Z. Mykol. 50(2): 253-265.

NANNFELDT, J.A. (1979) - Elias Fries and Mycology. Symb. Bot. Upsal. 22(4): 24-31.

NEUHOFF, W. (1924) - Zytologie und systematische Stellung der Auriculariaceen und Tremellaceen. Bot. Arch. 8: 250-292.

NOBLE, R.J. (1923) - Studies on Urocystis tritici KOERN., the organism causing the flag smut of wheat. Phytopath. 13: 127-139.

NOBLE, R.J. (1924) - Studies on the parasitism of Urocystis tritici KOERN., the organism causing flag smut of wheat. Jour. Agr. Res. (U.S.) 27: 451-490.

NYLAND, G. (1950) - The genus Tilletiopsis. Mycologia 42: 487-496.

OBERWINKLER, F. (1977) - Das neue System der Basidiomyceten. S. 59-105. In: Frey, Hurka, Oberwinkler. Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen. Stuttgart, Fischer Verlag.

OBERWINKLER, F. (1985) - Anmerkung zur Evolution und Systematik der Basidiomyceten. Teil 49 der Serie 'Heterobasidiomyceten-Studien'. Bot. Jahrb. Syst. 107(1-4): 541-580.

OBERWINKLER, F. (1978) - Was ist ein Basidiomycete? Z. Mykol. 44(1): 13-29.

OBERWINKLER, F. & R. BANDONI (1981) - Tetragoniomyces gen. nov. and Tetragoniomycetaceae fam. nov. (Tremellaceae). Can. J. Bot. 59:1034-1040

OBERWINKLER, F. & R. BANDONI (1982a) - A taxonomic survey of the gastroid, auricularioid Heterobasidiomycetes. Can. J. Bot. 60: 1726-1750.

OBERWINKLER, F. & R. BANDONI (1982b) - Carcinomycetaceae: a new family in the Heterobasidiomycetes. Nord. J. Bot. 2(5): 501-516.

OBERWINKLER, F.; BANDONI, R.; BLANZ, P.; DEML, G. & L. KISIMOVA-HOROVITZ (1982) - Graphiolales: Basidiomycetes Parasitic on Palms. Pl. Syst. Evol. 140: 251-277.

OBERWINKLER, F.; BANDONI, R.; BAUER, R.; DEML, G. & L. KISIMOVA-HOROVITZ (1984) - The life-history of Christiansenia pallida, a dimorphic, mycoparasitic Heterobasidiomycete. Mycologia 76(1): 9-22.

O'DONNELL, K.L. & D.J. MC LAUGHLIN (1984) - Postmeiotic mitoses, basidiospore development, and septation in Ustilago maydis. Mycologia 76(3): 486-502.

OLIVE, L.S. (1944) - New or rare Heterobasidiomycetes from North Carolina - I. Journ. El. Mitch. Sci. Soc. 60: 17-26.

OLIVE, L.S. (1968) - An unusual new Heterobasidiomycete with Tilletia-like basidia. Journ.El. Mitch. Sci. Soc. 84: 261-266.

ORÓ, J.; NOONER, D.W.; ZLATKIS, H. & E.S. BARGHOORN (1965) - Hydrocarbons of biological origin in sediments about two billion years old. Science 148: 77-79.

OUDEMANS, C.A.J.A. (1897) - Revision des Champignons. Ustilaginacees, 589ff.

OUDEMANS, C.A.J.A. (1898) - Beiträge zur Pilzflora der Niederlande. Hedwigia 37: 175-188.

PAPE, H. (1923) - Ein neuer, auf Schneeglöckchen (Galanthus nivalis) schmarotzender Brandpilz (Urocystis galanthi n.sp.).
Arb. Biol. Reichsanst. f. Land- und Forstw. 11: 331-336.

PARAVICINI, E. (1917) - Untersuchungen über das Verhalten der Zellkerne bei der Fortpflanzung der Brandpilze. Ann. mycol. 15: 57-96.

PATOUILLARD, N.T. (1900) - Essai taxonomique sur les familles et les genres des Hyménomycètes. Thèse. Paris. I+184 pp.

PAVGI, M.S. & R.A. SINGH (1970) - Teliospore germination, cytology and development of Entyloma eleocharidis. Cytologia 35: 391-401.

PEYTON, G.A. & C.C. BOWEN (1963) - The host-parasite interface of Peronospora manshurica on Glycine max. Amer. J. Bot. 50: 787-797.

PIROTTO, R. (1881) - Sulla struttura e sulla germinazione delle spore del Sorosporium (?) primulicola MAGNUS.
Nuovo Giornale botanico italiano XIII/12(3): 235-244.

PLOWRIGHT, C.B.A. (1881) - On mimicry in fungi. Grevillea 10: 1-14.

PLOWRIGHT, C.B.A. (1889) - A monograph of the British Uredineae and Ustilagineae. London. 348pp.

PRILLIEUX, Ed. M. (1880) - Quelques observations sur la formation et la germination des spores des Urocystis (Ustilaginees).
Ann. Sci. nat. Bot. 6eme serie (10): 49-61.

PRILLIEUX, Ed. M. (1880) - Sur la formation et la germination des spores des Urocystis (Ustilaginees). Bull. Soc. Bot. France 27: 204-208.

RABENHORST, L. (1844) - Deutschlands Kryptogamenflora, etc., 1, Pilze. Leipzig, E. Kummer, XXII+614 pp.

RABENHORST, L. (1856) - Klotzsch Herb. viv. mycol. ed. II no. 393.

RABENHORST, A. (1884) - Kryptogamenflora von Deutschland 1.

RACIBORSKI, M. (1896) - Studya mukologiczne (Mykologische Studien. I Karyokinese bei Basidiobolus ranarum, Absidia robusta nov. sp., Penicillium Poiraultii nov. sp., Entyloma nymphaeae Cunningham).

RAMBERG, J.E. & D.J. MC LAUGHLIN (1980) - Ultrastructural study of promycelial development and basidiospore initiation in Ustilago maydis.
Can. J. Bot. 58: 1548-1561.

RAWISCHER, F. (1912) - Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen.
Z. Bot. 4: 673-706.

RAWITSCHER, F. (1914) - Zur Sexualität der Brandpilze: Tilletia tritici.
Ber. Dt. Bot. Ges. 32: 310-314.

RAWITSCHER, F. (1922) - Beiträge zur Kenntnis der Ustialgineen II.

Z. Bot. 14: 273-296.

REICHLE, R.E. & J.V. ALEXANDER (1965) - Multiperforate septations, Woronin bodies, and septal plugs in Fusarium. J. Cell Biol. 24: 489-496.

REYNOLDS, E.S. (1963) - The useeof lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol. 17: 208-212.

RICE, M.A. (1927) - The haustoria of certain rusts and the relation between host and pathogen. Bull. Torrey bot. Cl. 54:

RIJKENBERG, F.H. & S.J. TRUTER (1975) - Cell fusion in the aecium of Puccinia sorghi. Protoplasma 83: 233-246.

ROBB, J. (1972) - Ultrastructure of Ustilago hordei (Pers.) Lagerheim. II. Septation in the metabasidium. Can. J. Bot. Cytol. 14: 839-849.

RODRIGUES DE MIRANDA, L. (1972) - Filobasidium capsuligenum nov. comb. Ant. van Leeuwenh. J. Microbiol. Serol. 38: 91-99.

ROGERS, D.P. (1939) - The basidium. Univ. Iowa Stud. nat. hist. 16: 160-182.

SARTORIS, G.B. (1924) - Studies in the life history and physiology of certain smuts. Amer. J. Bot. 11: 617-647.

SAVILE, D.B.O. (1954) - The fungi as aids in the taxonomy of the flowering plants. Science 120: 583-585.

SAVILE, D.B.O. (1955) - A phylogeny of the basidiomycetes. Can. J. Bot. 33: 60-104.

SAVILE, D.B.O. (1968a) - Possible interrelationships between fungal groups. In: Ainsworth, G.C. & A.S. SUSSMAN (eds.), The fungi, Vol. III, Chapter 26: 649-675.

SAVILE, D.B.O. (1968) - The rusts of Cheloneae (Scrophulariaceae). A study in the co-evolution of hosts and parasites. Nova Hed. 15: 369-392.

SAVILE, D.B.O. (1971) - Co-evolution of the fust fungi and their hosts. Quart. Rev. Biol. 46: 211-218.

SAVILE, D.B.O. (1971) - Co-ordinated studies of parasitic fungi and flowering plants. Naturaliste canadian 98: 535-552.

SAVILE, D.B.O. (1979) - Fungi as Aids to Plant Taxonomy: Methodology and Principles. Symb. Bot. Ups. 22(4): 135-145.

SAVULESCU, T. (1957) - Beitrag zur Systematik der Ustilaginales. Sydowia (Beiheft 1) 64-83.

SCHELLENBERG, H.C. (1911) - Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz 3(2): 1-180.

SCHILBERSZKY, K. (1892) - Dimorphism in the flowers of Convolvulus arvensis L. Thecaphora convolvuli n.sp.

Gedenkb. d. Ungar. Naturwiss. Ges. zu ihrem 50-jährigem Jubiläum, Budapest 1892: 623.

SCHILBERSZKY, K. (1895a) - Die makrandrischen und mikrandrischen Blüten von Convolvulus arvensis. Bot. Centralbl. 63: 160.

SCHILBERSZKY, K. (1895b) - Zur Blütenbiologie der Ackerwinde. Bot. Centralbl. 62: 342-346.

SCHILBERSZKY, K. (1895c) - The relationship of one of the smut fungi (Thecaphora) to the bindweed. Teremeszettnd. Közglömy 1895:496.

SCHMITTER, A. (1982) - Feinstrukturelle Untersuchungen zu einzelnen Ontogeniestadien von Ustilago scabiosae (Sowerby) Winter. Z. Mykol. 48(2): 261-274.

SCHMITTER, A. (1984) - Vergleichende Untersuchungen zur Aufklärung von Verwandtschaftsverhältnissen innerhalb der Gattung Ustilago (Pers.) Roussel. Dissertation, Tüingen.

SCHRÖTER, J. (1877) - Bemerkungen und Beobachtungen über einige Ustilagineen. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen: 349-385.

SCHRÖTER, J. (1889) - Kryptogamenflora von Schlesien. XI. Ordnung Ustilaginei TUL. 1847, S. 261ff.

SEWARD, A.C. (1933) - Plant life through the ages, a geological and botanical retrospect. Cambridge Univ. Press.

SEYFERT, R. (1927) - Über Schnallenbildung im Paarkernmycel der Brandpilze. Z. Bot. 19: 577-601.

SHAW, M. & M.S. MANOCHA (1965) - The physiology of host-parasite relations. XV. Fine structure in rust-infected wheat leaves. Can. J. Bot. 43: 1285-1292.

SINGH, R.A. & M.S. PAVGI (1973) - Morphology, cytology and development of Melanotaenium brachiariae. Cytologia 38: 455-466.

SLEUMER, H.-O. (1932) - Über Sexualität und Zytologie von Ustilago zeae (Beckmann) Unger. Z. Bot. 25: 209-263.

SMITH, G. (1900) - The haustoria of the Erysiphaceae. Bot. Gaz. 29: 153-184.

SPURR, A.R. (1969) - A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. J. Ultrastr. Res. 26: 31-43.

STAKMAN, E.C.; MOORE, M.B. & R.C. CASSELL (1934) - The pathogenity and cytology of Urocystis occulta. Phytopath. 24: 18 (Abstr.).

STAKMAN, E.C.; MOORE, M.B. & R.C. CASSELL (1934) - The cytology of Urocystis occulta. Phytopath. 24: 874-889.

STEMPELL, K.L. (1935) - Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger

Entyloma-Arten und über die systematische Stellung der Familie der Sporobolomycetes. Z. Bot. 28: 225-259.

TACHIBANA, H. & R. DURAN (1964) - Sexuality of Urocystis colchici. Mycologia 56: 289-297.

TALBOT, P.H.B. (1954) - Micromorphology of the lower Hymenomycetes. Bothalia 6: 249-299.

TALBOT, P.H.B. (1970) - The controversy over septate holobasidia. Taxon 19: 570-572.

THAKUR, S.B. (1976) - Report of Burrillia (Ustilaginales) in pure culture. Mycologia 68: 166-167.

THATCHER, F.S. (1939) - Osmotic and permeability in the nutrition of fungus parasites. Amer. J. Bot. 26: 449-458.

THIRUMALACHAR, M.J. (1944) - Mundkurella. Mycologia 36: 591-596.

THIRUMALACHAR, M.J. (1946) - Nuclear cycle and life-history in a new species of Doassansia. Lloydia 9: 24-30.

THIRUMALACHAR, M.J. (1947) - Species of the genera Doassansia, Doassansiopsis, and Burrillia in India. Mycologia 39: 602-611.

THIRUMALACHAR, M.J. & J.G. DICKSON (1948) - Germination of spores and artificial culture of Urocystis agropyri from red top. Phytopath. 38: 25 (Abstr.).

THIRUMALACHAR, M.J. & J.G. DICKSON (1949) - Chlamydospore germination, nuclear cycle, and artificial culture of Urocystis agropyri on red top. Phytopath. 39: 333-339.

THIRUMALACHAR, M.J. & J.G. DICKSON (1949) - The cytology and life-cycle of a cypericolous Entyloma species. Amer. J. Bot. 36: 404-408.

THIRUMALACHAR, M.J. & M.J. NARASIMHAN (1952) - Zundelula, a new genus of smuts. Sydowia (2) 6: 407-411.

THIRUMALACHAR, M.J. & M.S. PAVGI (1952) - Narasimhania Thirumal. & Pav. gen. nov. Sydowia 6: 389-395.

THIRUMALACHAR, M.J.; WHITEHEAD, M.D. & M.J. O'BRIEN (1967) - Studies in the genus Tolyposporella. Mycologia 59: 389-396.

TU, C.C. & J.W. KIMBROUGH (1978) - Systematic and phylogeny of fungi in the Rhizoctonia complex. Bot. Gaz. 139(4): 454-466.

TULASNE, L.R. & Ch. TULASNE (1847) - Mémoire sur les Ustilaginées comparées aux Uredinées. Ann. Sci. Nat. Bot. 3(7): 12-126.

ULBRICH, E. (1940) - Über die Tilletiaceen-Gattungen Tuburcinia Fr. 1832, Urocystis Rbh. 1856 und Ginanniella Ciferri 1938.

Notizbl. Bot. Garten u. Museum Berlin-Dahlem 15(1): 68-84.

VÁNKY, K. (1981) - Two new genera of Ustilaginales: Nannfeldtiomyces and Pseudodoassansia, and a survey of allied genera. Sydowia 34: 167-178.

VÁNKY, K. (1985) - Carpathian Ustilaginales. Symb. Bot. Upp. 24(2): 1-309.

VAN TIEGHEM, M. Ph. (1893) - Sur la classification des Basidiomycetes. Jour. Bot. 7(5): 77-87.

VAN UDEN, H. (1951) - Eine einfache Methode zum Studium der Pilzmorphologie im allgemeinen und der vegetativen Anastomosen im besonderen. Arch. Dermatol. Syphilis 193::468-484.

WAKEFIELD, E.M. (1939) - Urocystis versus Tuburcinia. Nomina Generica conservanda. Trans. Br. Mycol. Soc. 23: 214-225.

WANG, D.T. (1934) - Contribution a l'etude des Ustilaginees (Cytologie du parasite et pathologie de la cellule hote). Le Bot. 26: 539-670.

WEBER, C. (1884) - Über den Pilz der Wurzelanschwellungen von Juncus bufonius - Entorrhiza cypericola. Bot. Ztg. 24: 369-380.

WELLS, K. (1964) - The basidia of Exidia nucleata. I. Ultrastructure. Mycologia 56(3): 327-341.

WHITEHEAD, T. (1921) - On the life history and morphology of Urocystis cepulae. Brit. Mycol. Soc. Trans. 7: 65-71.

WILSENACH, R. & M. KESSEL (1965) - On the function and structure on the septal pore of Polyporus rugulosus. J. Gen. Microbiol. 40: 397- 400.

WILSON, M. (1915) - The life history and cytology of Tuburcinia primulicola. British Ass. Rep., sect. K, Manchester 730-731.

WILSON, M. & D.M. HENDERSON (1952) - Some scottish smut fungi. Trans. Proc. Bot. Soc. Edinb. 36(1): 71-73.

WINTER, G. (1876) - Einige Notizen über die Familie der Ustilagineen. Flora 10: 145-152, 161-172.

WINTER, G. (1881) - Ustilagineae. In: Rabenhorsts Kryptogamenflora von Deutschland 1.

WITTICH, W. & E.C. STAKMAN (1937) - Case of respiratory allerhy due to inhalation of grain smuts. Jorr. Allergy 8: 189-193.

WOLF, F.A. (1966) - Fungus spores in East African lake sediments. I. Bull. Torrey Bot. Cl. 93: 104-113.

WOLFF, R. (1873) - Beitrag zur Kenntnis der Ustilagineen. Bot. Ztg. 31: 637-662, 673-677, 689-694.

WOLFF, R. (1873) - Beitrag zur Kenntnis der Ustilagineen. Der Roggenstengelbrand Urocystis occulta RBH. (Uredo occulta WALLR.)(Polycystis occulta

SCHL.). Bot. Ztg. 42: 657-661.

WOLLEY, D.C. (1884) - Smut in Primula farinosa. Gard. Chron., N.S. 22: 248+308

WORONIN, M. (1882) - Beitrag zur Kenntnis der Ustilagineen. Abh. Senckenb. naturf. Ges. 12: 559-591.

YARWOOD, C.E. (1956) - Obligate parasitism. Annu. Rev. Plant. Physiol. 7: 115-142.

ZAMBETTAKIS, Ch. (1970) - Recherches sur les Ustilaginales d'Afrique. Bull. Soc. Myc. France 86(2): 1-363.

ZAMBETTAKIS, Ch. (1971) - Les Ustilaginales des Plantes d'Afrique. Laboratoire de Cryptogamie du Museum National d'Histoire Naturelle 1-36... Bull. Soc. Myc. France 86(2), 366 pp.

ZAMBETTAKIS, Ch. & P. JOLY (1975) - Applications de traitements numeriques a la systematique des Ustilaginales. III. Le genre Thecaphora. Bull. Soc. Myc. France 91(1): 71-88.

ZOGG, H. & F.J. SCHWINN (1971) - Surface structures of spores of the Ustilaginales. Trans. Br. Mycol. Soc. 57(3): 403-410.

ZUNDEL, G.L. (1940) - A note on the status of the generic name Urocystis. Phytopath. 30: 453-454.

ZUNDEL, G.L. (1945) - A change in generic name. Mycologia 37: 795-796.

ZUNDEL, G.L. (1953) - The Ustilaginales of the world. Contribution No. 176 from the Dep. of Bot. The Pennsylvania State College.

Meine akademischen Lehrer waren:

D. Ammermann, A. Auer, Chr. Fr. Bardele, W. Bartholomäus, V. Braun, W. Engels, N. Greinacher, K.G. Grell, W. Groß, H. Haag, G. Hunold, W. Kasper, E. Kulzer, H. Küng, W. Loeffler, G. Lohfink, D. Mieth, F. Oberwinkler, R. Puza, W. Rähle, R. Reinhardt, M. Seckler, W. Seyffert, H. Vogt.

Lebenslauf

Apollonia Maria Nagler
geboren: 4.6. 1958 in Krassbronn (Ostalbkreis)
Eltern: Kaspar und Hildegard Nagler, geb. Stengel

1964	Volksschule Pfahlheim
1968	Peutinger Gymnasium Ellwangen a. d. Jagst
21.2. 1977	Tod des Vaters
Mai 1977	Abitur
WS 1977/78	Immatrikulation an der Universität Tübingen in den Studiengängen Biologie und Kath. Theologie (Staatsexamen)
Herbst 1981	Staatsexamen Biologie
Juli 1981 - Juni 1982	Anfertigung der Zulassungsarbeit am Lehrbereich Spezielle Botanik, Universität Tübingen, mit dem Titel: "Ontogenetische Studien an Ginanniella primulicola (MAGN.) CIFERRI und Urocystis ranunculi (LIB.) ZUNDEL"
Herbst 1982	Staatsexamen Kath. Theologie
April 1983 - Juni 1986	(mit wiederholten Unterbrechungen aufgrund eines Unfalls und der Folgen) - Anfertigung der Doktorarbeit am Lehrbereich Spezielle Botanik, Universität Tübingen, unter Anleitung von Prof. Dr. F. Oberwinkler mit dem Thema: "Untersuchungen zur Gattungsabgrenzung von Ginanniella CIFERRI und Urocystis RABENHORST sowie zur Ontogenie von Thecaphora seminis-convolvuli (DESM.) ITO"

Die Arbeit wurde durch ein großzügiges Stipendium des Cusanuswerkes (Bischöfliche Studienförderung) in Bonn gefördert.

Druck und Verarbeitung: Dissertations Druck Darmstadt, Tel. 0 61 51 / 21 3 53